

UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE

PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Veronika Stanková

Ekologické a fylogenetické vlivy určující variabilitu v typu růstu u amniot
Ecological and phylogenetic effects determining variation of growth patterns in amniotes

Bakalářská práce

Školitelka: RNDr. Petra Frýdlová, Ph.D.

Konzultant: doc. RNDr. Daniel Frynta, Ph.D.

Praha 2015

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze dne 12. 5. 2015

Veronika Stanková

Poděkování:

Ráda bych poděkovala své rodině za podporu při studiu, své školitelce RNDr. Petře Frýdlové, Ph.D. za vedení mé práce, cenné rady a mnoho trpělivosti při konzultacích a doc. RNDr. Danielu Fryntovi, Ph.D. za pomoc při konzultacích.

Abstrakt:

Růst je proces, při kterém dochází ke zvětšování orgánů nebo celého těla. Lze ho modelovat pomocí růstových modelů a křivek. Práce se primárně věnuje vysvětlení dvou typů růstu – ukončeného růstu, který končí po dosažení pohlavní dospělosti nebo po začátku reprodukce, a neukončeného růstu, který naopak pokračuje i po reprodukci nebo po dosažení pohlavní dospělosti. V literatuře se obecně udává, že ptáci a savci mají ukončený růst a plazi, obojživelníci a ryby mají neukončený růst. Cílem práce bylo zanalyzovat současnou dostupnou literaturu týkající se růstu a zhodnotit univerzálnost výše zmíněných tvrzení o růstu u obratlovců. V práci jsou zmíněny ekologické a fylogenetické vlivy ovlivňující růst, fyziologická regulace růstu a mechanismy růstu.

Klíčová slova: ukončený růst, neukončený růst, růstové křivky, savci, ptáci, plazi

Abstract:

Growth is a process during which organs or the whole body enlarges. It can be modeled by using growth models and curves. The work is mainly focused on the explanation of two types of growth - the determinate growth, which is finished after the reaching of the sexual maturity, and the indeterminate growth which on the other side continues even after the reproduction or after the reaching of the sexual maturity. In the literature there is generally stated that birds and mammals are characterized by the determinate growth, amphibians and reptiles have the indeterminate growth. The aim of this work was to analyze the current available literature relevant to the growth and to evaluate the above mentioned statements about the growth of the vertebrates. The ecological and the phylogenetic effects influencing the growth, the physiological regulation and the mechanism of the growth are summarized in this work.

Keywords: determinate growth, indeterminate growth, growth curves, mammals, birds, reptiles

Seznam zkratek

a	asymptotic size (asymptotická velikost)
ACTH	adrenocorticotropic hormone (adrenokortikotropní hormon)
EFS	external fundamental system
EGF	epidermal growth factor (epidermální růstový faktor)
FGF	fibroblast growth factor (fibroblastový růstový faktor)
IGF	insulin-like growth factor
k	growth rate (rychlost růstu)
LAGs	line of arrested growth (linie zastavení růstu)
M	asymptotic body weight (asymptotická hmotnost těla)
m	body weight (hmotnost těla)
m_0	mass at birth (tělesná hmotnost při narození)
PDGF	platelet-derived growth factor (růstový faktor z destiček, přítomný v trombocytech)
SGMs	skeletal cyclic growth marks
SSD	sexual size dimorphism (sexuální dimorfismus ve velikosti těla)
SVL	snout-vent length (průměrná délka těla bez ocasu)
T	inflection point (inflexní bod)
t	time (čas)

Obsah

1 Úvod.....	7
2 Růst.....	8
3 Růstové modely a růstové křivky.....	8
4 Ukončený a neukončený růst	10
4.1 Typy ukončeného a neukončeného růstu	11
5 Sexuální dimorfismus.....	14
6 Fyziologická regulace růstu	15
7 Mechanismy růstu	16
8 Ektotermní a endotermní živočichové.....	17
9 Ekologické vlivy	19
10 Věk živočichů.....	22
10.1 Odhady věku	23
10.2 Dlouhověkost	23
11 Fylogenetické vlivy	24
12 Závěr.....	26
13 Zdroje	27
14 Přílohy	36

1 Úvod

Růst je proces, při kterém dochází k narůstání hmotnosti, velikosti a povrchu těla organismů (Vitt 2014). Existují dva typy růstu – ukončený a neukončený růst, které se mohou rozlišovat ještě na několik podtypů (Sebens 1987). Ukončený růst je růst, který končí v době pohlavního dospívání nebo po tom, co dojde k reprodukci. Neukončený růst naopak pokračuje i po dosažení pohlavní dospělosti nebo po tom, co dojde k reprodukci. V literatuře se všeobecně uvádí, že ukončený růst se vyskytuje u ptáků a savců a neukončený růst u plazů, obojživelníků a ryb (Vitt 2014). Já jsem se ve své práci snažila univerzálnost těchto tvrzení částečně zpochybnit a vyhledat v literatuře živočichy, u kterých je to pravděpodobně jinak.

Pokusila jsem se porovnat růst a vlivy na růst u ektotermních a endotermních živočichů. U ektotermních živočichů (plazi, obojživelníci a ryby), například platí, že jsou ovlivněni teplotou okolního prostředí, kdy jsou v případě příliš nízké nebo příliš vysoké teploty schopni přerušit svůj růst. Mají také výhodu v případě nedostatku potravy, kdy jsou schopni svůj růst přerušit a poté znovu obnovit na rozdíl od endotermů, u kterých může dojít k vyhladovění (Vitt 2014).

Na růst mají kromě genetické složky vliv i ekologické faktory prostředí – např. predace (Ricklefs 1982), velikost (Sebens 1987), dostupnost (Bronikowski a Arnold 1999) a kvalita potravy (Sebens 1987), kompetice sourozenců (Ricklefs 1982), mateřská strava či potrava během juvenilního vývoje (Sebens 1987). Cílem mé práce bylo mimo jiné prozkoumat ekologické a fylogenetické faktory, zjistit, jaký vliv mají na růst ektotermních živočichů s neukončeným růstem a endotermních živočichů s ukončeným růstem.

Na závěr práce jsem se pokusila sestavit fylogenetický strom pomocí údajů v literatuře, kde jsem u jednotlivých živočichů hledala, jaký byl u nich prokázán typ růstu (viz Tab. 2 v příloze). Tyto údaje jsem s velkou pomocí mé školitelky RNDr. Petry Frýdlové, Ph.D. zadala do programu Mesquite a doplnila jsem fylogenetické vztahy mezi jednotlivými zvířaty. Následně jsem se snažila sestavit možný scénář průběhu evoluce daného znaku u obratlovců.

2 Růst

Růst je buněčný proces, při kterém je přidáváno větší množství nové tkáně, než je potřeba k nahrazování opotřebované či poškozené tkáně (Vitt 2014). Během růstu je energie potřeba pro ukládání nových tkání a také pro udržování stávajících tkání (Kirkwood 1991). V momentě, kdy se buňky začnou diferencovat a získávat specifické funkce, se také množí. Díky tomuto množení buněk dochází ke zvětšování a rozšiřování částí těl a/nebo celého organismu. U jednotlivých druhů je růst geneticky naprogramovaný tak, aby měli jedinci stejného druhu stejné nebo podobné tělo. Nezbytnou součástí je správné načasování a správná rychlost vývoje těl organismů (Vitt 2014). Nejvyšší rychlost růstu je v časných stádiích růstu (Kirkwood 1991).

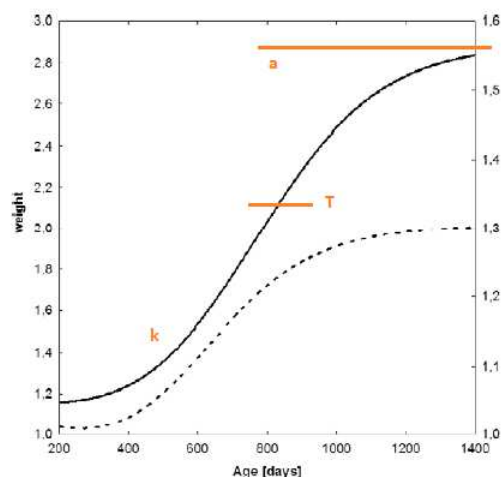
3 Růstové modely a růstové křivky

Individuální růst zvířat je modelován pomocí růstových křivek a růstových modelů. Jedním z modelů je model růstu a produkce, který je založen na rozdělení metabolické energie mezi udržováním stávající biomasy a produkcí nové biomasy (Moses et al. 2008). Obecně u tohoto modelu platí, že zvětšování tělesné velikosti souvisí se zpomalováním růstu, aby se omezila kapacita tkání kvůli dodávání zdrojů na podporu dalšího nárůstu tělesné hmotnosti (Kratochvíl a Frynta 2003).

Model růstu a produkce se hodí např. pro gekončíky (*Eublepharidae*) – obecně pro plazy v prostředí se stálou teplotou. Gekončíci mají různé standardní rychlosti metabolismu a různé velikosti těla. Druhy, které měly stejnou hmotnostní a metabolickou alometrii, vykazovaly podobné tempo růstu i přes to, že měly značné mezidruhové rozdíly v asymptotické velikosti těla. Pouze druhy se zvýšenou funkcí metabolismu měly vyšší tempo růstu než ostatní druhy. Hodnoty rychlosti růstu u plazů se pohybovaly v oblastech, které byly stejné i pro jiné ektotermní živočichy (několik druhů ryb, krevet), ale byly podstatně nižší než u savců a ptáků (Kratochvíl a Frynta 2003). Gillooly et al. (2001) poukázal na to, že hmotnostní a teplotní kompenzace rychlosti klidového metabolismu je mírně nižší u ektotermních živočichů než u ptáků a savců. Rychlost metabolismu závisí primárně na velikosti těla.

Kratochvíl a Frynta (2003) zjistili, že plazi na rozdíl od savců a ptáků by mohli být dobrým modelem pro získávání základních znalostí ohledně růstu zvířat. Plazí juvenilové totiž vykazují podobnou rychlost metabolismu jako dospělí jedinci po korekci tělesné hmotnosti.

Růstové křivky slouží ke zkoumání postnatálních růstových trajektorií samců a samic. Jednou z nich je logistická růstová křivka (viz Obr. 1), která vysvětluje většinu kolísání tělesné hmotnosti (Frynta et al. 2010). Její parametry jsou: a – asymptotická velikost, k – rychlost růstu (většinou počet gramů za den), T – inflexní bod (místo, kde se křivka láme z konvexní na konkávní). Na ose x je značen čas nebo věk, na ose y velikost nebo váha (Winsor 1932). Důležité je použití velikosti jako nezávislé proměnné, protože velikost obvykle více souvisí s rychlostí růstu než věk (Kaufmann 1981).

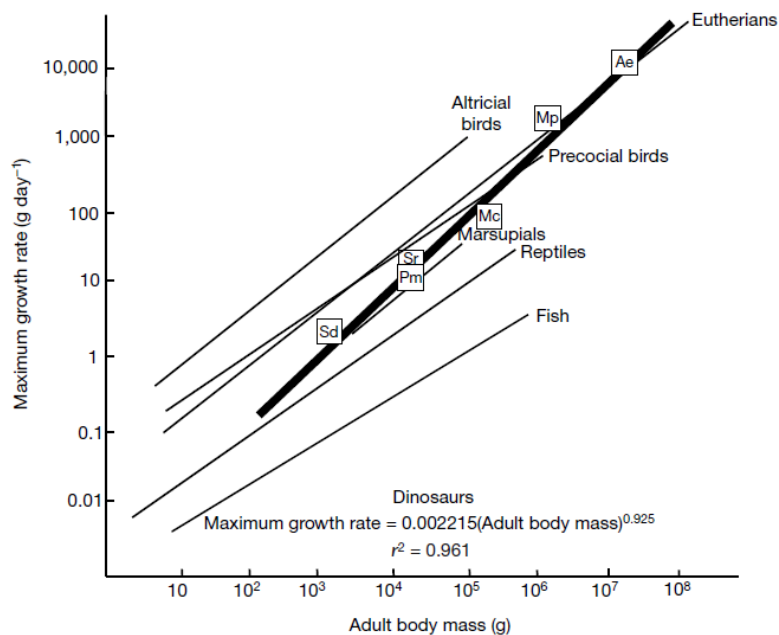


Obr. 1 – Logistická růstová křivka (Frynta et al. 2010)

Tvar růstové křivky je ovlivněn z části morfologickými změnami, ke kterým dochází v průběhu růstu (genetická složka), a z části energetickou bilancí. Růstové křivky mohou buď dosáhnout asymptoty, zmenšovat se tak, že rychlost růstu klesá s velikostí nebo věkem, nebo se zvyšovat s věkem a velikostí lineárně, exponenciálně či jiným způsobem (Sebens 1987). Obratlovci obecně vykazují asymptotický sigmoidní růst (Erickson et al. 2001; Moses et al. 2008). Na začátku zvíře roste pomalu, pak se rychlost růstu zvyšuje a váha se rapidně zvětšuje a nakonec růst zpomaluje (Gill 2007). Někteří obratlovci mají růst jednoduchý parabolický nebo vyššího stupně polynomu (Hui 1989).

West et al. (2001) odvodil univerzální sigmoidní růstovou křivku, která má tyto parametry: m je hmotnost těla v čase t , M je asymptotická tělesná hmotnost, m_0 je tělesná hmotnost při narození a a je parametr křivky vypočitatelný ze základních buněčných parametrů. Sigmoidní křivky dovolují porovnávat druhy, které se liší velikostí a růstovou strategií (Gill 2007).

Sigmoidní růstová křivka u dinosaurů se podobá té u jiných obratlovců, ale liší se tím, že dinosauři měli unikátní rychlost růstu vzhledem k hmotnosti těla (viz Obr. 2). V porovnání s tehdejšími plazy měli dinosauři zrychlenou rychlost růstu (Erickson et al. 2001). Právě díky zrychlenému růstu mohli dosahovat obřích velikostí (Erickson 2014). Velikostně malí dinosauři rostli mírně rychleji, podobně jako vačnatci, velké druhy dosahovaly rychlosti podobné placentálním savcům a prekociálním ptákům a obrovští dinosauři měli podobnou rychlost růstu jako velryby. Kostí dinosaurů se skládají z tkání se stejnými atributy jako u pomalu rostoucích plazů a rychle rostoucích savců a ptáků (Erickson et al. 2001).

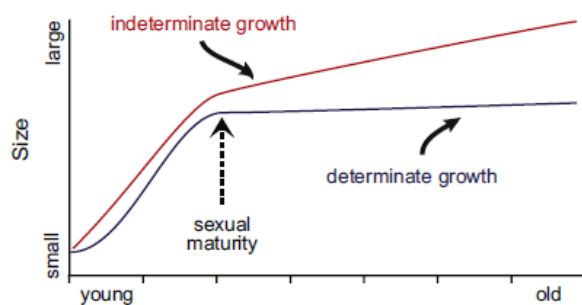


Obr. 2 – Srovnání rychlostí růstu u dinosaurů s typickými hodnotami pro určité obratlovce (Erickson et al. 2001)

Asymptotická růstová křivka, u které se předpokládalo, že by měla fungovat u všech dinosaurů, fungovala pouze u 4 ze 14 taxonů – u *Tyrannosaurus*, *Saurornitholestes*, *Hypacrosaurus* a *Apatosaurus*. U 3 taxonů bylo zjištěno, že mohly dosáhnout zralosti skeletu (Myhrvold 2013), tzn., že vykazovaly ukončený růst (Woodward et al. 2011) - *Tyrannosaurus*, *Saurornitholestes*, *Hypacrosaurus* (Myhrvold 2013).

4 Ukončený a neukončený růst

Existují dva základní typy růstu – ukončený a neukončený růst. Ukončený růst je definován jako růst končící pohlavním dospíváním nebo začátkem reprodukce. Vyskytuje se u ptáků a většiny savců (viz Obr. 3). Neukončený růst pokračuje i po dosažení pohlavní dospělosti nebo i po tom, co začne reprodukce. Můžeme ho nalézt u obojživelníků, ryb a většiny plazů (Vitt 2014).



Obr. 3 – Srovnání průběhu růstových křivek u endotermů s ukončeným a neukončeným růstem (Vitt 2014)

Další možné definice ukončeného a neukončeného růstu vyřkl Karkach (2006). První se týkala přežití – růst je ukončený, jestliže ve chvíli dosažení asymptotické velikosti je většina jedinců v populaci ještě naživu, a neukončený, pokud je v populaci naživu již jen málo zvířat. Druhá je založena na reprodukci – růst je ukončený, jestliže v době dosažení asymptotické velikosti má většina reprodukce teprve nastat, a neukončený, pokud už došlo k většině reprodukce.

Důležitými modely pro studium růstu jsou dva fylogeneticky blízce příbuzné druhy ryb – dánío pruhované (*Danio rerio*) a dánío malabarské (*Devario aequipinnatus*), vykazující různé typy růstu. Dánío malabarské je větší a má neukončený růst, naproti tomu dánío pruhované vykazuje ukončený růst (Biga a Goetz 2006).

Primárním rozdílem mezi ukončeným a neukončeným růstem jsou možnosti růstu svalových vláken – buď je růst svalových vláken ukončený nebo neukončený. U obratlovců dochází k růstu svalových vláken hypertrofií (Biga a Goetz 2006) neboli zvyšováním svalové hmoty pomocí zvětšování velikosti již existujících vláken (Froehlich et al. 2013), protože mají od narození pevný počet svalových vláken (Biga a Goetz 2006). Jinak je tomu u některých druhů ryb s neukončeným růstem, kde dochází nejen k hypertrofii, ale i k hyperplasii neboli nabírání nových svalových vláken (Froehlich et al. 2013). U dánía pruhovaného s ukončeným růstem dochází pouze k velmi malé hyperplasii po larvální fázi (Rowlerson et al. 1997). Mladší dánía malabarská vykazují zvětšující růst přes hypertrofii nebo kombinací hypertrofie a hyperplasie, starší dánía malabarská zvětšují velikost těla pomocí hypertrofie (Biga a Goetz 2006).

4.1 Typy ukončeného a neukončeného růstu

Způsoby růstu se mohou ještě rozdělovat do dalších 7 typů (viz Obr. 4) (Sebens 1987):

Ukončený růst 1. typu (asymptotický růst) je typický ukončený růst. Můžeme ho nalézt u většiny suchozemských a vodních obratlovců. Rychlost růstu a asymptotická velikost jsou více ovlivněny geneticky, je zde pouze malý vliv prostředí. Jakmile je dosažena dospělá velikost, je v důsledku okolních podmínek jen velmi málo možností pro změnu velikosti těla (Sebens 1987). Plasticita chybí kvůli mechanickým bariérám (např. skeletárním) nebo kvůli krátké délce života, která zvyšuje brzkou reprodukci (Stearns 1977).

Ukončený růst 2. typu (asymptotický růst omezený stanovištěm) se vyskytuje stejně jako předchozí typ růstu. Liší se tím, že prostředí může přinést zřetelné rozdíly v trajektorii růstu a dospělé velikosti. Příkladem jsou tropické ryby, které dosahují větší velikosti těla na větších stanovištích (Sebens 1987).

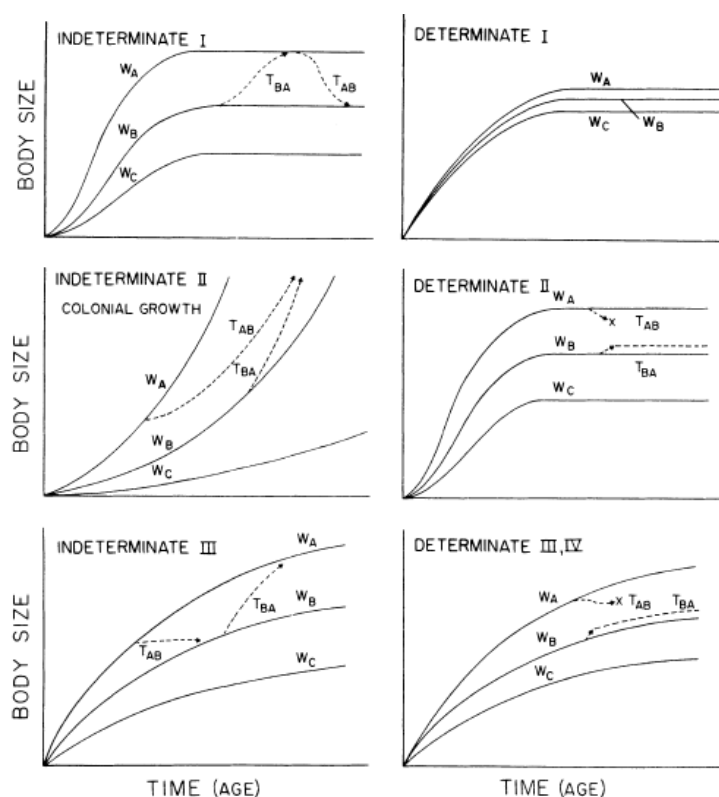
U ukončeného růstu 3. typu (zmírňující růst) neexistuje asymptotická velikost. Se zvětšující se velikostí dochází ke zpomalování růstu. Trajektorie růstu se může lišit mezi stanovišti, ale asymptotická velikost může být ovlivněna pouze snižováním rychlosti růstu. Odlišné trajektorie mohou být způsobeny genetickými rozdíly mezi populacemi (Sebens 1987).

Ukončený růst 4. typu (zmírňující růst omezený stanovištěm) je podobný ukončenému růstu 2. typu v tom, že trajektorie růstu a dospělá velikost se liší mezi stanovišti. Ačkoliv není dosaženo žádné asymptoty, jedinci i v největších velikostech stále vykazují nějaký růst (Sebens 1987).

U neukončeného růstu 1. typu (plastický asymptotický růst) jsou asymptotická velikost a růst omezené stanovištěm. Asymptotická velikost se může zvyšovat a snižovat a zřejmě nastoluje rovnováhu mezi dostupností potravy a faktory ovlivňujícími fyziologické náklady (Sebens 1987). Růst pokračuje i po dosažení asymptotické velikosti (Paine 1976).

Neukončený růst 2. typu (plastický exponenciální růst) se nachází u klonů a kolonií (Jackson 1977; Sebens 1979). Optimální velikost kolonie je odvozená od rozdílů mezi příjmem energie a metabolickými náklady (Sebens 1979). Rychlost metabolismu a fyziologické náklady jsou závislé na velikosti celé kolonie (Hughes a Hughes 1986). Exponenciálního růstu mohou dosáhnout i nekoloniální živočichové během některých částí životního cyklu – např. larvy hmyzu (von Bertalanffy 1957).

Neukončený růst 3. typu (plastický zmírňující růst) je analogický k ukončenému růstu 3. typu v tom, že není dosaženo asymptotické velikosti a že při zvětšující se velikosti dochází ke zpomalování růstu. Rozdílem je, že zvířata udržují plný rozsah plasticity, což jim umožňuje měnit trajektorie růstu v závislosti na podmínkách prostředí (Sebens 1987).



Obr. 4 – Typy ukončeného a neukončeného růstu (Sebens 1987)

V níže přiložené tabulce (Tab. 1) jsou vyspána zvířata, u kterých všeobecně uváděné tvrzení o typech růstu pravděpodobně neplatí, a je tam také možné vidět, jakou metodikou to u nich bylo prokázáno.

Tab. 1 – Shrnutí druhů, jejichž růst se liší od všeobecného tvrzení v literatuře doplněný o metodiku, jak byl typ růstu zjištěn

Latinský název	Český název	Metodika	Typ růstu	Zdroj
<i>Danio rerio</i>	Dánio pruhované	morfometrická analýza	ukončený	(Biga a Goetz 2006)
<i>Devario aequipinnatus</i>	Dánio malabarské	morfometrická analýza	neukončený	(Biga a Goetz 2006)
<i>Emydoidea blandingii</i>	Želva ontarijská	external fundamental systém (EFS)	ukončený	(Congdon et al. 2001)
	dlouho žijící sladkovodní želvy	měření velikosti těla v určitých intervalech	ukončený i neukončený	(Congdon et al. 2013)
<i>Sphenodon punctatus</i>	Hatérie novozélandská	„bone rings“ v kostech	ukončený	(Castanet et al. 1988)
<i>Alligator mississippiensis</i>	Aligátor severoamerický	external fundamental systém (EFS)	ukončený	(Woodward et al. 2011)
<i>Thamnophis elegans</i>	severoamerická užovka	external fundamental systém (EFS)	ukončený	(Bronikowski a Arnold 1999)
<i>Anolis carolinensis</i>	Anolis rudokrký	external fundamental systém (EFS)	ukončený	(Woodward et al. 2011)
<i>Varanus niloticus</i>	Varan nilský	měření SVL a hmotnosti	ukončený i neukončený	(de Buffrénil a Hemery 2002)
<i>Varanidae</i>	velké druhy varanů	histologické vyšetření epifýz dlouhých kostí	neukončený	(de Buffrénil et al. 2005)
<i>Varanidae</i>	malé druhy varanů	histologické vyšetření epifýz dlouhých kostí	ukončený	(de Buffrénil et al. 2005)
<i>Varanus indicus</i>	Varan mangrovový	měření SVL a hmotnosti	neukončený	(Frynta et al. 2010)
<i>Microtus</i>	hraboši	měření velikosti a hmotnosti	ukončený i neukončený	(Paradis et al. 1998)
<i>Microtus pennsylvanicus</i>	Hraboš pensylvánský	měření velikosti a hmotnosti	neukončený	(Zullinger et al. 1984)
<i>Microtus duodecimcostatus</i>	Hrabošek středomořský	měření velikosti a hmotnosti	ukončený	(Paradis et al. 1998)
<i>Cricetidae</i>	křečkovití	měření velikosti a hmotnosti	neukončený	(Zullinger et al. 1984)
<i>Arvicolinae</i>	lumíci	měření velikosti a hmotnosti	neukončený	(Zullinger et al. 1984)
<i>Apodemus sylvaticus</i>	Myšice křovinná	měření velikosti a hmotnosti	neukončený	(Frynta a Žižková 1992)
<i>Tyrannosaurus</i>		linie zastavení růstu (LAGs)	ukončený	(Myhrvold 2013)
<i>Saurornitholestes</i>		linie zastavení růstu (LAGs)	ukončený	(Myhrvold 2013)
<i>Hypacrosaurus</i>		linie zastavení růstu (LAGs)	ukončený	(Myhrvold 2013)

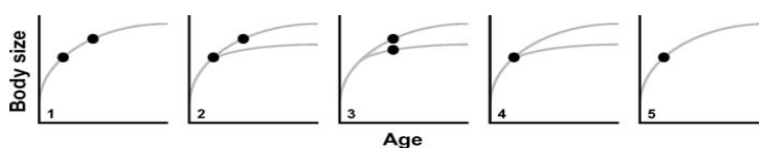
5 Sexuální dimorfismus

Sexuální dimorfismus ve velikosti těla (SSD) je biologický jev, kdy se v rámci jednoho druhu liší jedinci opačného pohlaví svou velikostí (Darwin 1871). U ptáků a savců je obvykle větší samec, naopak u bezobratlých a ektotermních živočichů je častěji větší samice (Abouheif a Fairbairn 1997). SSD mohl být vyvinut díky rychlé evoluci specifických pohlavních vývojových znaků (Badyaev 2002). Významnou skupinou pro zkoumání SSD jsou ještěři (Cox et al. 2003). Skupina *Varanidae* patří mezi největší a nejvíce sexuálně dimorfní ještěry (Frynta et al. 2010). Velké rozdíly ve velikosti jsou také zvláště patrné u psích plemen, kde mezi nejmenšími můžeme najít 2 kg vážící čivavu a mezi největší plemena patří 100 kg vážící mastiff (Frynta et al. 2012). Vztahy mezi samčí a samičí velikostí těla nejsou stejné (Dale et al. 2007), což vysvětluje Renschovo pravidlo. Když jsou samci větší než samice, dochází k tomu, že se zvětšující se velikostí těla samce se zvyšuje míra pohlavního dimorfismu. Když jsou větší samice než samci, tak se se zvětšující se velikostí těla snižuje míra sexuálního dimorfismu (Rensch 1959 ex Abouheif a Fairbairn 1997).

Existují dvě hypotézy, které vysvětlují vznik SSD: 1. Pohlavní výběr ve prospěch zvětšujících se samců, což představovalo výhodu v intrasexuálních kompeticích (intrasexuální selekční hypotéza) (Darwin 1871) a tím i výhodu v reprodukci (Censky 1997) a pozitivně to korelovalo s Renschovým pravidlem (Dale et al. 2007); 2. Pohlavní výběr ve prospěch velkých samic, což představovalo výhodu v plodnosti (selekční hypotéza plodnosti) (Cox et al. 2003) a mělo to jít proti Renschovu pravidlu (Dale et al. 2007).

Teoreticky lze sexuálního dimorfismu ve velikosti těla dosáhnout třemi způsoby: specifickým tempem růstu, rozdíly v mateřské investici do samčích a samičích potomků či delším obdobím růstu u jednoho pohlaví – pohlavním bimaturationem (Stamps 1993). Pohlavní bimaturation byl prokázán např. u pamloka sibiřského (*Salamandrella keyserlingii*), kdy samice dosahovaly pohlavní dospělosti o rok později než samci, což vedlo k sexuálnímu dimorfismu ve velikosti (Hasumi 2010).

Existují asymptotické růstové modely popisující pět různých věkově omezených trajektorií pro každé pohlaví, které vysvětlují SSD (viz Obr. 5) (Cox a John-Alder 2007): 1) Samci i samice mají stejnou růstovou křivku, stejnou asymptotickou velikost, ale jedno pohlaví dosahuje pohlavní dospělosti ve větší velikosti; 2) Samci i samice dospívají v jiném věku, mají redukovaný růst po pohlavním dospívání, ale jedno pohlaví dosahuje větší asymptotické velikosti; 3) Samci i samice mají různé růstové křivky, dospívají v jiných velikostech, ale v podobném věku; 4) Samci i samice dospívají ve stejném věku, ale jedno pohlaví poté roste více než druhé; 5) Samci i samice dospívají ve stejném věku a mají stejnou růstovou křivku – není SSD (Hasumi 2010).



Obr. 5 – Asymptotické růstové modely (Hasumi 2010)

6 Fyziologická regulace růstu

Obecně jsou velikost těla, hmotnost a růst kostí udržovány pomocí růstových (somatotropních) hormonů (Schwartz 2007), které stimulují růst kostí, svalů a ostatních orgánů. (Seeley et al. 2007). Růstové hormony jsou produkovány předním lalokem hypofýzy (Schwartz 2007). Růstové hormony zvyšují sekreci IGFs (insulin-like growth factors), jejichž molekuly se váží na receptory v kostech či chrupavkách a stimulují růst (Seeley et al. 2007).

Když je růst omezený, tzn., pokud je hypofýza předčasně ovlivněna, např. vznikem tumoru, zastavuje se proliferace chrupavky v epifyzární destičce, dochází k fúzi epifýzy a diafýzy a tím se zastavuje i růst kosti (Schwartz 2007), což vede k malým proporcím těla (Seeley et al. 2007), které zůstávají stejné jako v dětství (Schwartz 2007). Pokud je růstový hormon produkován i poté, co dochází k ukončení růstu (Seeley et al. 2007), vede to naopak k abnormální velikosti těla (Schwartz 2007). Porucha růstu chrupavky vede k dyschondroplasii, při které rostou dlouhé kosti v průměru, ale ne do délky (Urist 1989). Pokud není epifyzární destička mineralizovaná, dochází k zastavení růstu (Schwartz 2007).

Thyroidní hormon (thyroxin) ovlivňuje vlastní růst kosti (Schwartz 2007), zvyšuje rychlost metabolismu a je důležitý pro procesy růstu a dospívání (Seeley et al. 2007). Snižování sekrece thyroxinu vede k celkovému zakrnění velikosti kostí, tím i k malé velikosti těla a zachování chrupavky. Nadměrná produkce thyroxinu může způsobovat dřívější fúzi epifýz a tím zastavení růstu (Schwartz 2007).

Gonad-stimulating a gonad-produced hormony (chorionic gonadotropins) ovlivňují vlastní růst kosti (Schwartz 2007), regulují růst a vývoj gonád (Seeley et al. 2007) a jsou primárně produkovány placentou. Nedostatek těchto hormonů (estrogen u samic, androgen u samců) může zpomalit vznik sekundárních osifikačních center a může odkládat uzavření epifýz, což vede k tenkým kostem a dlouhým končetinám (Schwartz 2007).

Glukokortikoidní hydrokortison a kortisol jsou steroidní hormony produkované kůrou nadledvinek (Schwartz 2007). Jejich funkce je kontrolována předním lalokem hypofýzy prostřednictvím sekrece adrenokortikotropinu (ACTH) (Seeley et al. 2007). Narušení funkce hypofýzy vede k redukci sekrece kortikosteroidů nadledvinek. Nadprodukce vede k potlačení aktivity osteoblastů, což u mladých jedinců způsobuje zpomalení růstu (Schwartz 2007). ACTH zvyšuje pigmentaci kůže (Seeley et al. 2007).

U leguánků rodu *Sceloporus* bylo pomocí manipulativních pokusů s hladinami hormonů zjištěno, že rozdíly v rychlosti růstu jsou spojeny se sexuálními rozdíly v plazmě testosteronu. U druhů, kde jsou větší samice než samci (např. leguánek stepní *Sceloporus undulatus*), testosteron inhiboval růst. Naopak u druhů, kde jsou větší samci než samice (např. *Sceloporus jarrovi*), docházelo ke stimulaci růstu testosteronem (John-Alder et al. 2007).

7 Mechanismy růstu

Kost slouží jako mechanická opora těla obratlovců a také jako významná zásobárna pro kalcium a další minerální soli. Kostra je složená z vaziv, šlach a mineralizované pojivové tkáně, která je z největší části kostí, ale patří do ní i zubovina či chrupavka (Kent 1987). Specializované kostní buňky se nazývají osteoblasty a osteocyty (Schwartz 2007). Buňky osteoblasty produkují kost, odontoblasty zubovinu a chondroblasty chrupavku. Prvním krokem ke tvorbě tkáně kostry je tvorba kolagenu (Kent 1987).

Osteon (Haversův systém) je komplex koncentrických lamel a centrálního kanálu. Tvoří ho Haversovy kanálky (Schwartz 2007), které obsahují arterioly, venuly, lymfatická a nervová vlákna (Kent 1987), a osteocyty a jedná se o základní jednotku kosti (Schwartz 2007). Haversův systém je charakteristickým znakem pro amniota, dále pro většinu obojživelníků a některé druhy plazů (Kent 1987). Pokud je přerušena tvorba sekundárního osteonu, vytvoří se mezi lamelami linie zastavení růstu. Sekundární osteon je Haversův systém, primární osteon není Haversův systém. Se zvyšujícím se věkem se snižuje počet primárních osteonů a zvyšuje se počet fragmentů osteonů (Schwartz 2007). Růst a replikace osteonů jsou ovlivňovány růstovými faktory, mezi něž patří EGF (epidermal growth factor), PDGF (platelet-derived growth factor), FGF (fibroblast growth factor), insulin a IGF (insulin-like growth factor) (Rijcken et al. 2014).

Cévní kanálky kostí se vyskytují u Tetrapod nepravidelně. Tvorba cév ve vnější vrstvě kostí neboli vaskularizace odráží rychlost růstu skeletu. Například ve studii o varanech bylo zjištěno, že výskyt a hustota cévních kanálků jsou závislé na konkrétní velikosti jedince daného druhu, ne na fylogenetických vztazích. Velké druhy varanů mají cévní kanálky, protože rostou rychleji než malé druhy (de Buffrénil et al. 2008).

U dlouhých kostí je to tak, že se skládají ze dvou epifýz, mezi nimiž se nachází diafýza. Na konci epifýzy je chrupavka a mezi epifýzou a diafýzou se vyskytuje epifyzární destička. Na povrchu kostí se kromě růstových chrupavek vyskytuje periosteum. Kosti jsou navzájem spojeny vazivy nebo chrupavkami. Proces osifikace dlouhých kostí u Tetrapod začíná v diafýze a pokračuje do epifýz (Kent 1987). U dospělé kostry se vyskytují osifikační centra. Každá diafýza a každá z epifýz vznikají z jednoho centra osifikace. Primární osifikační centra dávají vznik diafýze, sekundární osifikační centra dávají vznik epifýzám (Schwartz 2007). Po tom, co se diafyzární centra stanou aktivními, objeví se jedno nebo více osifikačních center v každé epifýze – v místě růstové chrupavky. Díky tomu roste kost do délky. U většiny ektotermů dochází k prodlužování růstu v místě epifyzárních destiček po celý život (Kent 1987). Nefúzující sekundární osifikační centra jsou jasně oddělena zónou od metafyzární části kosti (de Buffrénil et al. 2005). U ptáků a většiny savců dochází k tvorbě chrupavky po tom, co dosáhli pohlavní dospělosti, epifyzární destička osifikuje a kost přestává růst (Kent 1987). Fúzující sekundární osifikační centra jsou v naprosté kontinuitě se zbytkem kosti (de Buffrénil et al. 2005).

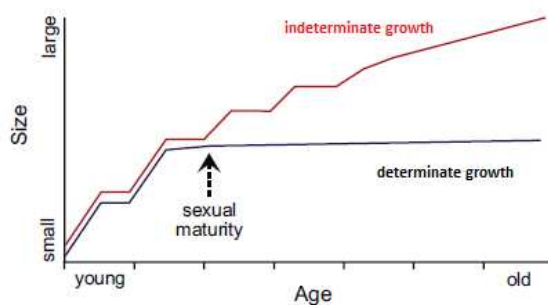
De Buffrénil et al. (2005) provedli histologické vyšetření epifýz dlouhých kostí u skupiny *Varanidae*. Rod *Varanus* obsahuje morfologicky podobné druhy, které ale disponují velkými rozdíly ve velikostech (Thompson a Withers 1997) – od nejmenšího druhu varana krátkoocasého (*Varanus brevicauda*, délka 20 cm) (Pianka 1995) po největší druh varana komodského (*Varanus komodoensis*, délka více než 300 cm) (Collar et al. 2011). U malých druhů varanů mají metafyzární destičky tendenci kompletně mizet, kdy fúzí s primárními a sekundárními osifikačními centry. Výsledkem fúze je nevratné zastavení růstu – ukončený růst. Naopak u většiny větších druhů byly nalezeny morfologicky kompletní růstové chrupavky – neukončený růst. I díky této studii došlo ke zpochybnění myšlenky, že všichni plazi mají neukončený růst (de Buffrénil et al. 2005).

Kostra obojživelníků a plazů obvykle postrádá epifýzu a k růstu zde dochází apozicí neboli procesem, ve kterém se nová vrstva vytváří na povrchu starší vrstvy. Díky tomu je u nich možný prodloužený růst, který vede k neukončenému růstu (Vitt 2014).

V nejokrajovější části kortexu dlouhých kostí u zvířat, která dosáhla skeletární zralosti, tzn., že mají ukončený růst, se vyskytuje forma mikrostruktury kosti - external fundamental system (EFS). EFS bylo odhaleno u stehenní kosti aligátora severoamerického (*Alligator mississippiensis*). Tento systém byl nalezen u několika taxonů plazů, savců, ptáků a neptačích dinosaurů. Tato studia dokázala, že EFS je společným znakem pro *Archosauria* (Woodward et al. 2011). Zralosti skeletu dosáhla i severoamerická užovka *Thamnophis elegans* (Bronikowski a Arnold 1999), *Anolis carolinensis* (Woodward et al. 2011), sladkovodní želva *Emydoidea blandingii* (Congdon et al. 2001) a někteří aligátoři (Woodward et al. 2011).

8 Ektotermní a endotermní živočichové

O ektotermních obratlovcích (ryby, obojživelníci, plazi) se obecně tvrdí, že vykazují neukončený růst (Okuda et al. 1998). Rychlost růstu (Vitt 2014) a rychlost metabolismu (Sebens 1987) u ektotermních živočichů závisí na teplotě (Vitt 2014). I malé změny v průměrné teplotě vedou u ektotermů ke změnám v maximální velikosti a rychlosti růstu (Sebens 1987). Při klesající teplotě dochází ke zpomalování růstu, při zvýšené teplotě dochází také ke zpomalování, nebo až k zastavení růstu (Vitt 2014), ale naopak i k vyšší rychlosti metabolismu (Sebens 1987). Sezónní změny podmínek tak mají vliv na rychlost růstu, kdy je průběh růstu spíše více „skokový“ než hladký jako u endotermů (viz Obr. 6) (Vitt 2014).



Obr. 6 – Srovnání průběhu růstových křivek u ektotermů s ukončeným a neukončeným růstem (Vitt 2014)

Obecně u zvířat platí, že rychlost fyziologických procesů se zvyšuje s tělesnou teplotou. Udržení vysoké tělesné teploty probíhá pomocí endotermie, produkce metabolického tepla. Ptáci spotřebují 20-30x více energie než stejně velcí plazi (Gill 2007). Endotermové musí vynaložit velké množství energie k regulaci a udržení vnitřních teplotních podmínek (Bennett a Ruben 1979). Ektotermní živočichové jsou v teplotní rovnováze s prostředím (Hertz et al. 1993) a často jsou více aktivní (Bennett a Ruben 1979). Endotermové musí neustále vynakládat energii pro udržení životních funkcí, kdežto ektotermové jsou schopni využívat energii ze svého okolí, proto mají méně náročný metabolismus a to je možná důvodem, proč mohou mít neukončený růst.

Pro endotermní živočichy platí Bergmannovo pravidlo, které říká, že v chladnějších stanovištích dochází ke zvětšování velikosti těl živočichů, což může být adaptací pro udržení tepla a s tím související úsporou energie. Obecně platí, že větší živočichové mají relativně malou plochu těla oproti malým živočichům. Dochází u nich tak k menším ztrátám tepla (Zamora-Camacho et al. 2014). Jedním možným vysvětlením větší velikosti v chladnějších podmínkách (Adams a Church 2008) je, že vyšší teploty mohou být stresující, hlavně pokud by byl nedostatek zdrojů, což by vedlo k pomalejšímu růstu při vyšších teplotách (Atkinson a Sibly 1997). Bylo zjištěno, že toto pravidlo platí i pro některé ektotermní živočichy, u kterých průměrná tělesná velikost negativně korelovala s teplotou (Zamora-Camacho et al. 2014), ale neplatí pro obojživelníky (Adams a Church 2008).

Růst je ovlivněn také dostupností a kvalitou potravy. Ektotermní živočichové (plazi, obojživelníci) mají výhodu oproti endotermním živočichům (ptáci, savci) v tom, že u nich při nedostatku potravy dojde k zastavení růstu, a ve chvíli, kdy je potravy opět dostatek, dojde k obnovení růstu (Vitt 2014). Ektotermní živočichové s neukončeným růstem mají tedy schopnost zastavit svůj metabolismus na delší časové období (Bronikowski 2008). Endotermní živočichové potřebují k přežití jisté minimální množství potravy (Steen et al. 1991) a dochází u nich při nedostatku potravy k vyhladovění, nebo případně až ke smrti vyhladověním (Vitt 2014). Smrt vyhladověním způsobená velkým nedostatkem potravy by neměla mít významný vliv na selekci rychlosti růstu (Ricklefs 1982).

Endotermní živočichové vykazují v návaznosti na špatné životní podmínky kvůli svému ukončenému růstu spíše kompenzační růst, který je rychlejší než obvyklé tempo růstu, protože musí

stihnout vykompenzovat růstovou ztrátu dřív, než u nich dojde k pohlavní dospělosti, a tím i ukončení růstu. Kompenzační růst dovoluje jedincům dosáhnout větších velikostí, ale snižuje jejich fitness. Naopak pro ektotermní živočichy není tak důležitá rychlost růstu jako spíš dosažení určité velikosti, protože vzhledem k jejich neukončenému růstu nemusí s kompenzací růstu tolik spěchat (Hector a Nakagawa 2012).

Malé druhy ptáků s krátkým generačním časem mají vysoký růstový potenciál. Velké druhy ptáků s delším generačním obdobím hůře reagují na zhoršení v populaci (Gill 2007). U ptáků je kombinována delší doba života a vyšší rychlost metabolismu (Speakman 2005). Ptáci mají obecně kratší čas růstu než savci a savci mají obecně kratší čas růstu než plazi. Vačnatci mají tendenci růst pomaleji, než je průměr pro placentální savce, ale existují velké rozdíly mezi placentály. Opice starého světa a lidé mají velmi dlouhou dobu růstu (Kirkwood 1991).

Ektotermové mají vzhledem k pokračujícímu růstu i po dosažení pohlavní dospělosti (Okuda et al. 1998) výhodu v plodnosti, protože se zvětšujícím se tělem dochází ke zvětšujícímu se prostoru pro ukládání embryí, a tím i k větší velikosti snůšky k poměrům těla (Ford a Seigel 1989). Naopak u endotermů koreluje velikost snůšky s velikostí těla matky minimálně (Blueweiss et al. 1978). Je to z části způsobeno omezenou velikostí v dospívání vyplývající z jejich ukončeného růstu (Okuda et al. 1998).

9 Ekologické vlivy

U vyšších obratlovců má velký vliv k určení dospělé velikosti genetická složka, ale ta je často méně důležitá než vlivy okolního prostředí (Sebens 1987). Výsledný fenotyp jedinců je tvarován vlivy životního prostředí (Metcalfé a Monaghan 2001).

Fitness jedinců s neukončeným růstem je jen o něco málo nižší než u jedinců s ukončeným růstem. Z toho důvodu se předpokládá, že selekce ve prospěch ukončeného růstu je jen slabá oproti náhodným procesům probíhajícím v přírodě či genetickému driftu (Cichoń 1999). Přírodní výběr upřednostňuje organismy, které nejprve s věkem zlepšují své vlastnosti a kvalitu a později kvalitu snižují a u kterých dochází s vyšším věkem ke zvyšující se mortalitě, což se zdá jako evolučně optimální (Kaplan a Robson 2009).

Rychlost růstu a dospělá velikost mořských, sladkovodních a některých suchozemských bezobratlých živočichů jsou mnohem méně omezeny než u vyšších obratlovců. U vyšších obratlovců je jen malá šance, že dojde ke změně jejich dospělé velikosti (Sebens 1987), ale u některých suchozemských obratlovců může docházet k významným rozdílům v dospělé velikosti u populací stejného druhu – např. menší velikost populací sudokopytníků na ostrovech či větší velikost křečkovitých na ostrovech (Case 1978). Tyto změny ve velikostech jsou způsobeny množstvím genetických odlišností mezi populacemi a plastickými reakcemi na místní podmínky (Sebens 1987).

Podmínky prostředí mohou ovlivňovat tempo růstu a konečnou velikost (Sebens 1987). Příkladem toho je studie varanů, kdy u nejvíce lovených populací varanů nilských (*Varanus niloticus*) z oblasti sahelské Afriky došlo ke snížení SVL, dlouhověkosti a průměrného věku. Velikost těchto jedinců se do 30 měsíců věku rychle zvětšovala, poté tempo jejich růstu pomalu klesalo a po 54 měsících věku se jejich velikost už nijak neměnila, přestali růst. Vykazovali tedy ukončený růst. Naopak u méně lovených populací byl počáteční růst pomalejší, poté ještě zpomalil, ale stále trochu rostli. Jedná se tedy o neukončený růst. Brzká pohlavní dospělost a rychlý růst měly vliv na demografické rozšíření více lovených varaních populací (de Buffrénil a Hémery 2002).

Růst mláďat může být v přírodě ovlivněn podmínkami prostředí, věkem a fyzickou kondicí rodičů a dalšími faktory, např. výběrem stanoviště ke hnízdění, velikostí vrhu či termínem narození (Richner 1989). Jedinci druhů, jejichž dospělí jedinci měli větší velikost těla, rostli pomaleji než ti, jejichž dospělí jedinci měli menší velikost těla (Ricklefs 1982). Obecně velikostně větší zvířata žijí déle (Hector a Nakagawa 2012).

Zásadním omezením počtu potomků je chov narozených a mladých mláďat před odstavením nebo opuštěním hnízda bez ohledu na rodičovskou péči (Okuda et al. 1998). Mezi faktory podporující vyšší rychlost růstu jsou ty, které způsobují mortalitu celých vrhů (predace, bouře), a kompetice sourozenců. Ze studií vyplynulo, že sourozenská kompetice má mnohem silnější vliv na rychlost růstu než úmrtnost (Ricklefs 1982). Vrh ptáků s jedním mládětem rostl pomaleji než vrh s více mláďaty (Werschkul a Jackson 1979). U vrhů volavky modré (*Florida caerulea*) s více mláďaty byla rychlost růstu mladších mláďat ovlivněna přežíváním starších sourozenců. Pokud starší mláďata přežila, nemohli si později narození sourozenci dostatečně konkurovat o potravu, a tak rostli pomaleji. Pokud starší sourozenci zemřeli, mohli si mladší sourozenci konkurovat o potravu a rostli skoro stejně rychle jako dříve narozená mláďata. Růst později narozených mláďat byl také omezen schopností rodičů rozdělovat potravu rovnoměrně mezi sourozence (Werschkul 1979). U dvou druhů hrabošů *Microtus* došlo ke zjištění, že sourozenci si mohou potlačovat růst a dobu dosažení pohlavní dospělosti, pokud jsou chováni ve stejné kleci. Zdá se, že to je odpověď na feromony, protože k potlačení docházelo i ve chvíli, kdy byli jedinci odděleni pouze vzduchem (Batzli et al. 1977).

U lidí a ostatních savců mohou být některé rozdíly v růstu spojeny s mateřskou stravou a stravou během juvenilního vývoje. Rychlost růstu větších jedinců záleží i na velikosti a rozložení kořisti. Pokud je kořist malá a vyskytuje se hojně, je potřeba vynaložit pouze malé množství energie k jejímu chycení. Pokud se zvíře snaží chytit větší, málo se vyskytující kořist, je na její odchycení potřeba velké množství energie. Pokud to zvíře dělá často, investuje do lovu většinu energie, a tak mu může trvat růst do optimální velikost delší dobu. (Sebens 1987). Dále je růst ovlivněn dostupností potravy. Jedinci severoamerické užovky *Thamnophis elegans*, kteří měli během let nepřetržitý přístup ke kořisti a vodě, vykazovali rychlý růst, dřívejší dospívání, vysokou plodnost a nízké přežívání dospělých jedinců. Naopak jedinci, kteří měli variabilní přístup ke kořisti,

vykazovali pomalý růst, pozdější dospívání, nízkou plodnost a vyšší přežívání dospělých (Bronikowski a Arnold 1999).

Obecně se velikost těl živočichů v době pohlavního dospívání snižuje, pokud se snižuje teplota nebo pokud je nedostatek zdrojů (Atkinson a Sibly 1997). Naopak dostatek potravy zpravidla vedl k větší velikosti těla (Sebens 1987). Pokud je vyšší teplota ve vodním prostředí, může nedostatek kyslíku omezit rychlost růstu a velikost v době pohlavního dospívání (Atkinson a Sibly 1997).

Pokud se zhorší podmínky prostředí, mají některé druhy živočichů schopnost zmenšit hmotnost těla na malé procento původní hmotnosti a při zlepšení podmínek opět svůj růst zrychlit (Paine 1976). Mezi tyto živočichy patří např. kroužkovci, ostnokožci či měkkýši (Sebens 1987). Hmotnost jedinců je nejvíce variabilní parametr velikosti těla, a to kvůli různým faktorům – např. kvůli hydrataci, střevnímu obsahu nebo reprodukčnímu stádiu. Každý z těchto faktorů může změnit hmotnost zvířete, ale nemusí změnit jeho celkovou délku (Vitt 2014).

Existují mechanismy, pomocí nichž je možné kompenzovat vliv parazitů. Pokud dojde k nákaze parazity, mohou parazitovaní jedinci ve špatných podmínkách snížit růst a poté zrychlit růst, jakmile to podmínky opět dovolí – hypotéza zrychleného růstu. Pokud není délka dospívání pevně závislá na čase, mohou parazitovaní jedinci růst delší dobu, aby vykompenzovali redukci rychlosti růstu vyvolanou parazity – hypotéza odloženého dospívání (Bize et al. 2003).

U ptáků se po opouštění hnízda může s věkem nebo ročním obdobím měnit hmotnost nebo délka křídla, ale už se nemůže změnit délka tarsu (Richner 1989). Ricklefs et al. (1994) zjistili, že alticiální mláďata rostou 3-4krát rychleji než prekociální mláďata s podobnou velikostí v dospělosti. Velikost těla nemigrujících ptáků koresponduje s geografickým gradientem teploty a vlhkosti (Gill 2007).

Neukončený růst vedl ke zvětšování konečné velikosti (Cichoń 1999). U živočichů s neukončeným růstem byli nalezeni velikostně větší jedinci v oblastech, kde bylo více kořisti nebo méně stresu (Sebens 1982). Obecně mohou organismy dosáhnout větší velikosti těla v každém prostředí, pokud u nich dojde k prodloužení období vývoje (Atkinson a Sibly 1997).

Neukončený růst je optimální v sezónním prostředí (Kozłowski 1996) s velkou zimní mortalitou a nízkou potravní dostupností v zimních měsících. Často se také vyskytuje v případě, že je délka dožití značně omezená a okolní podmínky jsou nepředvídatelné (Perrin a Sibly 1993).

Živočichové s ukončeným růstem vykazují velkou variabilitu ve věku a ve velikosti pohlavního dospívání (Kozłowski 1996). Po narození je u těchto zvířat většina energie používána na růst a následně v době pohlavního dospívání je veškerá energie převedena na reprodukci (Cichoń 1999).

Vývojová plasticita je, zejména u živočichů s ukončeným růstem, známou evoluční a fenotypovou odpovědí na špatné podmínky růstu (Bize et al. 2003), např. na nedostatek potravy nebo

nízkou teplotu. Pokud mají jedinci zkušenosti s deficitem potravy, mohou při zlepšení podmínek vykazat zrychlený růst (Metcalfé a Monaghan 2001).

U některých druhů hrabošovitých hlodavců (Zullinger et al. 1984), mezi něž patří hraboši (*Microtus*), lumíci z podčeledi *Arvicolinae* (Hrabošoviti) a čeleď *Cricetidae* (Křečkoviti) (Paradis et al. 1998), byl nalezen neukončený růst (Zullinger et al. 1984). Bývá to spojováno se strategií druhů žijících v neprediktabilním prostředí (Batzli et al. 1977). U hrabošíka středomořského (*Microtus duodecimcostatus*) byl nalezen ukončený růst na rozdíl od některých druhů *Microtus* s neukončeným růstem (Paradis et al. 1998). Neukončený růst byl nalezen u hraboše pensylvánského (*Microtus pennsylvanicus*), který vykazoval neustále se zvyšující hmotnost (Zullinger et al. 1984).

Velikost těla je v průběhu života u hrabošů plastická. Byly pozorovány dva typy změn ve velikostech populací hrabošovitých hlodavců. Hraboši a lumíci vykazovali snížení hmotnosti těla v zimě (Iverson a Turner 1974), což bylo způsobeno kromě nedostatku potravy (Bergeron a Jodoin 1989) buď adaptací na chladné klima, protože menší jedinci potřebují méně energie na přežití než ti větší (Paradis et al. 1998), nebo reakcí na změnu délky dne. Tyto změny byly pozorovány i u jiných malých savců (Iverson a Turner 1974). Druhý způsob je typický jenom pro hrabošovité hlodavce – výskyt velmi velkých jedinců ve fluktuujících populacích s velkou populační hustotou, takzvaný Chittyho efekt (Paradis et al. 1998).

Vysoká zeměpisná šířka vede u *Arvicolinae* k sezónním změnám v jejich chování a fyziologii, které mohou vést ke změnám v hustotě minerálů kostí (BMD). BMD měří, kolik minerálů se nachází v kosti. BMD stehenní kosti se zvyšovalo na začátku jara, maxima dosahovalo v létě a v zimě klesalo na nejnižší úroveň. V zimě u nich dochází ke snížení tělesné hmotnosti a omezení pohybu (Stevenson et al. 2009).

10 Věk živočichů

Délka života není pro jednotlivce tak rozhodující jako jiné life-history události, jako jsou doba potřebná k narození, pohlavní dospívání či reprodukční periodicita, což je interval mezi dvěma reprodukčními událostmi. U plazů se doba sexuální vyspělosti pohybuje v rozmezí od 2-4 měsíců (*Anolis poecilopus*) až 40+ let (*Chelonia mydas*). Růst je sám o sobě life-history událost, protože velikost a věk mohou mít velký vliv na velikost snůšky a někdy i na velikost vajíčka (Vitt 2014). U plazů, konkrétně u *Varanidae*, samice obvykle zpomalují růst po dosažení pohlavní dospělosti a investují více do reprodukce. Samci naopak používají energii hlavně na růst (Frýdlová et al. 2013). Jedná se o kompromis mezi rychlostí růstu a investicí do reprodukce (Ricklefs et al. 1994).

V populaci se vyskytující mutace, které zvyšují fitness ve stáří na úkor fitness v mladším věku, by měly mít menší celkový dopad na životaschopnost populace než mutace, které zvyšují fitness v mladším věku na úkor fitness ve stáří. U organismů s neukončeným růstem, např. u hadů (Bronikowski 2008) či dlouhověkých želv (Congdon et al. 2003), docházelo ke zvyšující se plodnosti

s rostoucím věkem (Bronikowski 2008), protože byly samice větší – viz selekční hypotéza plodnosti, kapitola Sexuální dimorfismus.

10.1 Odhady věku

Histologický odhad věku využívá analýzu LAGs = linie zastavení růstu (Erickson 2014) vyskytující se v kostech (Erickson et al. 2001) a následné formování EFS (Erickson 2014) (viz kapitola Mechanismy růstu) – u zvířat s ukončeným růstem (Woodward et al. 2011). LAGs se ukládají ročně (Myhrvold 2013).

Využití „bone rings“ nebo „skeletal cyclic growth marks“ (SGMs) slouží k odhadnutí věku jednotlivců - skeletochronologie (de Buffrénil a Castanet 2000; Castanet et al. 1988). SGMs mají roční periodicitu, a jsou tak spolehlivými ukazateli věku do doby, dokud pokračuje růst. Tyto metody se nejčastěji používají u ektotermních Tetrapod. Měření se provádí u lýtkové, holenní a stehenní kosti (de Buffrénil a Castanet 2000).

U hatérie novozélandské (*Sphenodon punctatus*) se ukázalo, že se „bone rings“ tvoří každý rok. Růst článků prstů končí mezi 15-25 roky a „bone rings“ stehenních kostí jsou přítomné jen do 35 let, avšak hatérie se dožívají více než 60 let. Je tedy možné nalézt jedince, kteří nerostou již déle než 30 let. Výše zmíněné naznačuje ukončený růst u živoucích fosilií prastaré čeledi *Sphenodontidae* a mohlo by naznačovat ancestrální stav tohoto znaku obecně u diapsidních plazů (Castanet et al. 1988).

Jako další možnost pro odhadnutí věku slouží otolity využívané k určování věku ryb. Otolity se nachází ve vnitřním uchu a je v nich možné rozpoznat růstové značky. Pomocí nich je možné zkoumat sezónní a roční cykly růstu. Většina tropických ryb vykazuje roční přírůstky růstových značek, naopak u ryb, které žijí v chladnějších vodách, byly nalezeny oblasti pozastavení růstu (Panfili et al. 2002).

10.2 Dlouhověkost

Menší živočichové mají menší počet a/nebo menší velikost potomků a podléhají vyšší predaci. Živočichové s větší velikostí těla produkují větší množství a/nebo velikostně větší potomky, ale dochází u nich i k větší mortalitě ještě před rozmnožováním a někdy mohou mít i kratší dobu na produkci potomků. Dlouhověkost ale obvykle napovídá delšímu reprodukčnímu období. Ačkoliv hodně dlouho žijících živočichů je velkých, existují i dlouhověké ještěrky, které jsou velmi malé, např. některé noční pouštní ještěrky (*Xantusia vigilis*) (Vitt 2014).

Stabilita populací dlouhověkých želv ontarijských (*Emydoidea blandingii*) (Congdon et al. 1993), které dosahují věku vyššího než 75 let (Congdon et al. 2001), byla nejvíce citlivá na změny v přežívání dospělých a juvenilů, nejméně citlivá byla na změny ve věku dosažení pohlavní

dospělosti, přežívání hnízd a plodnosti (Congdon et al. 1993; Congdon et al. 1994). Želvy se mohou začít rozmnožovat až při určité velikosti, které ale dosáhnou za různě dlouhou dobu, protože některé rostou rychle a jiné pomalu. Samice, které měly pomalejší rychlost růstu jako juvenilové, dospívaly později a měly podobnou velikost těla jako ty, které měly rychlejší růst a dospívaly dříve. Starší samice se rozmnožovaly častěji než mladší samice (Congdon a Sels 1993) a měly větší velikost snůšky (Congdon et al. 2001). U želv ozdobných (*Chrysemys picta*) docházelo na rozdíl od želv ontarijských (*Emydoidea blandingii*) se zvyšujícím se věkem ke kvalitnějším vrhům – větší velikost vajíček a mláďat (Congdon et al. 2003). Želvy kajmanky dravé (*Chelydra serpentina*) i želvy ontarijské (*Emydoidea blandingii*) jsou značně dlouhověké, mají odložené pohlavní dospívání, ale želvy ontarijské mají menší plodnost (Congdon et al. 1994). Bylo zjištěno, že u dlouhověkých živočichů je nezbytná ochrana všech fází života (Congdon et al. 1993). Pokud by se chránili pouze potomci a hnízda, šlo by o méně úspěšnou životní strategii (Congdon et al. 1994).

Rozdíly v rychlosti růstu juvenilů a ve věku pohlavního dospívání jsou primárními příčinami variability tělesné velikosti dospělých jedinců (Congdon a Sels 1993). Neukončený růst ani věk dosažení pohlavní dospělosti u želv však nesouvisely s variabilitou velikosti těla (Congdon a Sels 1993) na rozdíl od spousty jiných živočichů, u kterých věk dosažení pohlavní dospělosti a dlouhověkost pozitivně koreluje (Dunham a Miles 1985).

Dlouhověkost a rozdíly v trvání či v rychlosti neukončeného růstu mohou vést k množství variací ve velikostech těl a v reprodukčních schopnostech spojených s velikostmi těl dospělých jedinců (Congdon a Sels 1993). Bylo zjištěno, že neukončený růst je mechanismem pro zvýšení reprodukční produktivity starších samic dlouho žijících želv (Congdon et al. 2003).

Želvy ozdobné (*Chrysemys picta*) mají neukončený růst na rozdíl od želv ontarijských, které mají ukončený růst (Congdon et al. 2003). Výzkum populací sladkovodních želv v Kanadě a USA dokázal u některých jedinců ukončený růst. Většina jedinců v intervalu znovuoouchycení větším než 10 let rostla, ale průměrně 19 % jednotlivců vůbec nerostlo, přičemž někteří jedinci nerostli i v intervalu znovuoouchycení větším než 30 let, čímž došlo k důkazu ukončeného růstu u některých jedinců dlouhověkých sladkovodních želv (Congdon et al. 2013).

11 Fylogenetické vlivy

Snažila jsem se najít v literatuře příklady živočichů, u kterých je jasně zjištěné, zda mají ukončený nebo neukončený růst, což jsem vepsala do tabulky (viz Tab. 2 v příloze). Dále jsme vyhledali fylogenetické vztahy jednotlivých živočichů a skupin a pokusili jsme se v programu Mesquite, version 3.01 (Maddison and Maddison 2014) zmapovat, jak to je v současnosti a jak to pravděpodobně bylo s ukončeným či neukončeným růstem v historii neboli jsme provedli rekonstrukci ancestrálního stavu znaku pomocí maximální parsimonie (viz Obr. 7 v příloze). Neměli jsme však informace o všech existujících druzích, což ovlivňovalo výsledný fylogenetický strom. Data

byla také postižena věkem, protože např. u plazů není úplně možné dokázat, zda má zvíře ukončený nebo neukončený růst, protože může zemřít dříve, než by se u něj mohla objevit struktura dokazující určitý typ růstu. Výsledný fylogenetický strom je také postižený různou metodikou určování ukončeného nebo neukončeného růstu.

Fylogenetické vztahy jsem čerpala u varanů z Pyron et al. (2013), u myšovitých z Steppan et al. (2004) a z Jansa a Weksler (2004), u savců z Campbell a Lapointe (2010), u jelenovitých z Lister et al. (2005) a z Gilbert et al. (2006), u sudokopytníků z Fernandez a Vrba (2005), u žab z Ruvinsky a Maxson (1996), u ryb z Wiley et al. (2000) a z Hrbek et al. (2007), u ptáků z Broders et al. (2003).

Z výsledného fylogenetického stromu jsem zjistila, že se ukončený a neukončený růst vyskytují obecně tak, jak se uvádí v literatuře – tedy u obojživelníků a ryb je neukončený růst a u savců a Archosaurií je růst ukončený. Občas se u některých jedinců či druhů vyskytl jiný typ růstu, než jaký by obecně měli vykazovat. Zdá se, že u diapsidních plazů to ale bude složitější. To, že mají podle literatury obecně všichni plazi vykazovat neukončený růst, se mi podařilo zpochybnit u několika fylogenetických linií – u hadů (*Serpentes*), leguánů (*Iguania*) a *Anguimorpha* (slepýšovité, korovcovité, varanovité) a navíc hatérie má na bázi také ukončený růst. Původním růstem mohl být neukončený růst.

12 Závěr

Na růst mají vliv ekologické faktory prostředí – např. predace (Ricklefs 1982), velikost (Sebens 1987), dostupnost (Bronikowski a Arnold 1999) a kvalita potravy (Sebens 1987), kompetice sourozenců (Ricklefs 1982), mateřská strava či potrava během juvenilního vývoje (Sebens 1987). To, jak je růst plastický v závislosti na okolních podmínkách, bylo možné vidět např. u populací varana nilského. Tyto populace byly ohrožovány lovem člověka, čemuž se dokázaly přizpůsobit tím, že více lovená populace začala vykazovat zrychlené tempo růstu, ukončený růst či větší investici do snůšky na rozdíl od méně lovené populace, která projevovala neukončený růst (de Buffrénil a Hémery 2002).

Mezi růstem ektotermních a endotermních živočichů jsem našla určité odlišnosti. U ektotermů závisí rychlost růstu (Vitt 2014) a metabolismu (Sebens 1987) na teplotě (Vitt 2014) a navíc využívají energii z okolního prostředí (Hertz et al. 1993). Mají méně náročný metabolismus a to je možná důvodem, proč mohou mít neukončený růst. Při nedostatku potravy u nich dojde k přerušení růstu a poté opět k obnovení růstu (Vitt 2014) a se zvětšujícím se tělem u nich v ontogenezi dochází ke zvětšování prostoru pro ukládání embryí, a tím i větší velikosti snůšky k poměrům těla (Ford a Seigel 1989). Naopak endotermové musí neustále vynakládat energii pro udržení životních funkcí (Bennett a Ruben 1979) a potřebují k přežití alespoň minimální množství potravy (Steen et al. 1991), jinak u nich může dojít k vyhladovění (Vitt 2014).

Obecně se v literatuře uvádí, že savci a ptáci mají ukončený růst a plazi, obojživelníci a ryby vykazují neukončený růst (Vitt 2014). V Tab. 1 (kapitola Ukončený a neukončený růst) jsou vypsána zvířata, u kterých toto tvrzení pravděpodobně neplatí, a je tam také možné vidět, jakou metodikou to u nich bylo prokázáno. Z výsledného fylogenetického stromu jsem zjistila, že to tak opravdu obecně s malými výjimkami platí u všech skupin kromě plazů, u kterých se to zdá být složitější. Analýza ukázala, že se u několika nezávislých linií diapsidních plazů opakovaně vyskytuje ukončený růst.

13 Zdroje

- ABOUHEIF, E. a D. J. FAIRBAIRN, 1997. A Comparative analysis of allometry for sexual size dimorphism: Assessing Rensch's rule. *American Naturalist* [online]. 3., roč. 149, č. 3, s. 540–562. ISSN 0003-0147. Dostupné z: doi:10.1086/286004.
- ADAMS, D. C. a J. O. CHURCH, 2008. Amphibians do not follow Bergmann's rule. *Evolution* [online]. 2., roč. 62, č. 2, s. 413–420. ISSN 0014-3820. Dostupné z: doi:10.1111/j.1558-5646.2007.00297.x.
- ATKINSON, D. a R. M. SIBLY, 1997. Why are organisms usually bigger in colder environments? Making sense of a life history puzzle. *Trends in Ecology & Evolution* [online]. 6., roč. 12, č. 6, s. 235–239. ISSN 0169-5347. Dostupné z: doi:10.1016/S0169-5347(97)01058-6.
- BADYAEV, A. V., 2002. Growing apart: an ontogenetic perspective on the evolution of sexual size dimorphism. *Trends in Ecology & Evolution* [online]. 8., roč. 17, č. 8, s. 369–378. ISSN 0169-5347. Dostupné z: doi:10.1016/S0169-5347(02)02569-7.
- BATZLI, G. O., L. L. GETZ a S. S. HURLEY, 1977. Suppression of Growth and Reproduction of Microtine Rodents by Social-Factors. *Journal of Mammalogy* [online]. roč. 58, č. 4, s. 583–591. ISSN 0022-2372. Dostupné z: doi:10.2307/1380006.
- BENNETT, A. F. a J. A. RUBEN, 1979. Endothermy and Activity in Vertebrates. *Science* [online]. roč. 206, č. 4419, s. 649–654. ISSN 0036-8075. Dostupné z: doi:10.1126/science.493968.
- BERGERON, J. M. a L. JODOIN, 1989. Patterns of Resource Use, Food Quality, and Health-Status of Voles (*Microtus-Pennsylvanicus*) Trapped from Fluctuating Populations. *Oecologia* [online]. roč. 79, č. 3, s. 306–314. ISSN 0029-8549. Dostupné z: doi:10.1007/BF00384309.
- BIGA, P. R. a F. W. GOETZ, 2006. Zebrafish and giant danio as models for muscle growth: determinate vs. indeterminate growth as determined by morphometric analysis. *American Journal of Physiology-Regulatory Integrative and Comparative Physiology* [online]. 11., roč. 291, č. 5, s. R1327–R1337. ISSN 0363-6119. Dostupné z: doi:10.1152/ajpregu.00905.2005.
- BIZE, P., A. ROULIN, L. F. BERSIER, D. PFLUGER a H. RICHNER, 2003. Parasitism and developmental plasticity in Alpine swift nestlings. *Journal of Animal Ecology* [online]. 7., roč. 72, č. 4, s. 633–639. ISSN 0021-8790. Dostupné z: doi:10.1046/j.1365-2656.2003.00734.x.
- BLUEWEISS, L., H. FOX, V. KUDZMA, D. NAKASHIMA, R. PETERS a S. SAMS, 1978. Relationships Between Body Size and Some Life-History Parameters. *Oecologia* [online]. roč. 37, č. 2, s. 257–272. ISSN 0029-8549. Dostupné z: doi:10.1007/BF00344996.
- BRODERS, O., T. OSBORNE a M. WINK, 2003. A mtDNA phylogeny of bustards (family Otidae) based on nucleotide sequences of the cytochrome b-gene. *Journal Fur Ornithologie* [online]. 4., roč. 144, č. 2, s. 176–185. ISSN 0021-8375. Dostupné z: doi:10.1007/BF02465645.
- BRONIKOWSKI, A. M. a S. J. ARNOLD, 1999. The evolutionary ecology of life history variation in the garter snake *Thamnophis elegans*. *Ecology* [online]. 10., roč. 80, č. 7, s. 2314–2325. ISSN 0012-9658. Dostupné z: doi:10.1890/0012-9658(1999)080[2314:TEOLH]2.0.CO;2.
- BRONIKOWSKI, A. M., 2008. The evolution of aging phenotypes in snakes: a review and synthesis with new data. *Age* [online]. 9., roč. 30, č. 2-3, s. 169–176. ISSN 0161-9152. Dostupné z: doi:10.1007/s11357-008-9060-5.

BUNNELL, F. L., 1980. Weight Estimation of Dall's Sheep and Mountain Goats. *Wildlife Society Bulletin (1973-2006)*, roč. 8, č. 4, s. 291–297. ISSN 0091-7648.

BUSHNELL, M. E., J. T. CLAISSE a C. W. LAIDLEY, 2010. Lunar and seasonal patterns in fecundity of an indeterminate, multiple-spawning surgeonfish, the yellow tang *Zebrasoma flavescens*. *Journal of Fish Biology* [online]. 4., roč. 76, č. 6, s. 1343–1361. ISSN 0022-1112. Dostupné z: doi:10.1111/j.1095-8649.2010.02569.x.

CAMPBELL, V. a F. J. LAPOINTE, 2010. An Application of Supertree Methods to Mammalian Mitogenomic Sequences. *Evolutionary Bioinformatics*. roč. 6, s. 57–71. ISSN 1176-9343.

CASE, T. J., 1978. General Explanation for Insular Body Size Trends in Terrestrial Vertebrates. *Ecology* [online]. roč. 59, č. 1, s. 1–18. ISSN 0012-9658. Dostupné z: doi:10.2307/1936628.

CASTANET, J., D. G. NEWMAN a H. SAINTGIRONS, 1988. Skeletochronological Data on the Growth, Age, and Population-Structure. *Herpetologica*. 3., roč. 44, č. 1, s. 25–37. ISSN 0018-0831.

CASTELLANO, S. a G. CADEDDU, 2011. Does quality affect growth rate and age at maturity in species with indeterminate growth? *Evolutionary Ecology Research*. 11., roč. 13, č. 8, s. 797–812. ISSN 1522-0613.

CENSKY, E. J., 1997. Female mate choice in the non-territorial lizard *Ameiva plei* (Teiidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* [online]. 4., roč. 40, č. 4, s. 221–225. ISSN 0340-5443. Dostupné z: doi:10.1007/s002650050336.

CICHÓN, M., 1999. Growth after maturity as a sub-optimal strategy. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* [online]. 2., roč. 20, č. 1, s. 25–28. ISSN 1146-609X. Dostupné z: doi:10.1016/S1146-609X(99)80012-5.

COLLAR, D. C., J. A. SCHULTE a J. B. LOSOS, 2011. Evolution of Extreme Body Size Disparity in Monitor Lizards (varanus). *Evolution* [online]. 9., roč. 65, č. 9, s. 2664–2680. ISSN 0014-3820. Dostupné z: doi:10.1111/j.1558-5646.2011.01335.x.

CONGDON, J. D., A. E. DUNHAM a R. C. VAN LOBEN SELS, 1993. Delayed Sexual Maturity and Demographics of Blanding Turtles (*emydoidea-Blandingii*) - Implications for Conservation and Management of Long-Lived Organisms. *Conservation Biology* [online]. 12., roč. 7, č. 4, s. 826–833. ISSN 0888-8892. Dostupné z: doi:10.1046/j.1523-1739.1993.740826.x.

CONGDON, J. D., A. E. DUNHAM a R. C. VAN LOBEN SELS, 1994. Demographics of Common Snapping Turtles (*chelydra-Serpentina*) - Implications for Conservation and Management of Long-Lived Organisms. *American Zoologist*. roč. 34, č. 3, s. 397–408. ISSN 0003-1569.

CONGDON, J. D., R. D. NAGLE, O. M. KINNEY a R. C. VAN LOBEN SELS, 2001. Hypotheses of aging in a long-lived vertebrate, Blanding's turtle (*Emydoidea blandingii*). *Experimental Gerontology* [online]. 4., roč. 36, č. 4-6, s. 813–827. ISSN 0531-5565. Dostupné z: doi:10.1016/S0531-5565(00)00242-4.

CONGDON, J. D., R. D. NAGLE, O. M. KINNEY a R. C. VAN LOBEN SELS, 2003. Testing hypotheses of aging in long-lived painted turtles (*Chrysemys picta*). *Experimental Gerontology* [online]. 7., roč. 38, č. 7, s. 765–772. ISSN 0531-5565. Dostupné z: doi:10.1016/S0531-5565(03)00106-2.

CONGDON, J. D. a R. C. VAN LOBEN SELS, 1993. Relationships of Reproductive Traits and Body-Size with Attainment of Sexual Maturity and Age in Blandings Turtles (*emydoidea-Blandingi*).

Journal of Evolutionary Biology [online]. 9., roč. 6, č. 4, s. 547–557. ISSN 1010-061X. Dostupné z: doi:10.1046/j.1420-9101.1993.6040547.x.

CONGDON, J. D., J. W. GIBBONS, R. J. BROOKS, N. ROLLINSON a R. N. TSALIAGOS, 2013. Indeterminate growth in long-lived freshwater turtles as a component of individual fitness. *Evolutionary Ecology* [online]. 3., roč. 27, č. 2, s. 445–459. ISSN 0269-7653. Dostupné z: doi:10.1007/s10682-012-9595-x.

COX, R. M., S. L. SKELLY a H. B. JOHN-ALDER, 2003. A comparative test of adaptive hypotheses for sexual size dimorphism in lizards. *Evolution* [online]. 7., roč. 57, č. 7, s. 1653–1669. ISSN 0014-3820. Dostupné z: doi:10.1554/02-227.

COX, R. M. a H. B. JOHN-ALDER, 2007. Growing apart together: The development of contrasting sexual size dimorphisms in sympatric *Sceloporus* lizards. *Herpetologica* [online]. 9., roč. 63, č. 3, s. 245–257. ISSN 0018-0831. Dostupné z: doi:10.1655/0018-0831(2007)63[245:GATTDO]2.0.CO;2.

DALE, J., P. O. DUNN, J. FIGUEROLA, T. LISLEVAND, T. SZÉKELY a L. A. WHITTINGHAM, 2007. Sexual selection explains Rensch's rule of allometry for sexual size dimorphism. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* [online], roč. 274, č. 1628, s. 2971–2979. ISSN 0962-8452. Dostupné z: doi:10.1098/rspb.2007.1043.

DARWIN, CH., 1871. The descent of man, and selection in relation to sex. London, John Murray.

DE BUFFRÉNIL, V. a J. CASTANET, 2000. Age estimation by skeletochronology in the Nile monitor (*Varanus niloticus*) a highly exploited species. *Journal of Herpetology* [online]. 9., roč. 34, č. 3, s. 414–424. ISSN 0022-1511. Dostupné z: doi:10.2307/1565365.

DE BUFFRÉNIL, V. a G. HÉMERY, 2002. Variation in longevity, growth, and morphology in exploited Nile monitors (*Varanus niloticus*) from Sahelian Africa. *Journal of Herpetology* [online]. 9., roč. 36, č. 3, s. 419–426. ISSN 0022-1511. Dostupné z: doi:10.1670/0022-1511(2002)036[0419:VILGAM]2.0.CO;2.

DE BUFFRÉNIL, V., I. INEICH a W. BÖHME, 2005. Comparative data on epiphyseal development in the family Varanidae. *Journal of Herpetology* [online]. 6., roč. 39, č. 2, s. 328–335. ISSN 0022-1511. Dostupné z: doi:10.1670/0022-1511(2005)039[0328:CDOEDI]2.0.CO;2.

DE BUFFRÉNIL, V., A. HOUSSAYE a W. BÖHME, 2008. Bone vascular supply in monitor lizards (Squamata : Varanidae): Influence of size, growth, and phylogeny. *Journal of Morphology* [online]. 5., roč. 269, č. 5, s. 533–543. ISSN 0362-2525. Dostupné z: doi:10.1002/jmor.10604.

DELANY, M. J. a R. H. MONRO, 1985. Growth and Development of Wild and Captive Nile Rats, *Arvicanthis-Niloticus* (Rodentia, Muridae). *African Journal of Ecology* [online]. roč. 23, č. 2, s. 121–131. ISSN 0141-6707. Dostupné z: doi:10.1111/j.1365-2028.1985.tb00720.x.

DUNHAM, A. E. a D. B. MILES, 1985. Patterns of Covariation in Life-History Traits of Squamate Reptiles - the Effects of Size and Phylogeny Reconsidered. *American Naturalist* [online]. roč. 126, č. 2, s. 231–257. ISSN 0003-0147. Dostupné z: doi:10.1086/284411.

ERICKSON, G. M., K. C. ROGERS a S. A. YERBY, 2001. Dinosaurian growth patterns and rapid avian growth rates. *Nature* [online], roč. 412, č. 6845, s. 429–433. ISSN 0028-0836. Dostupné z: doi:10.1038/35086558.

ERICKSON, G. M., 2014. On Dinosaur Growth. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences, Vol 42* [online]. roč. 42, s. 675–+. ISSN 0084-6597. Dostupné z: doi:10.1146/annurev-earth-060313-054858.

FERNANDEZ, M. H. a E. S. VRBA, 2005. A complete estimate of the phylogenetic relationships in Ruminantia: a dated species-level supertree of the extant ruminants. *Biological Reviews* [online]. 5., roč. 80, č. 2, s. 269–302. ISSN 1464-7931. Dostupné z: doi:10.1017/S1464793104006670.

FORD, N. B. a R. A. SEIGEL, 1989. Relationships Among Body Size, Clutch Size, and Egg Size in 3 Species of Oviparous Snakes. *Herpetologica*. 3., roč. 45, č. 1, s. 75–83. ISSN 0018-0831.

FROELICH, J. M., N. J. GALT, M. J. CHARGING, B. M. MEYER a P. R. BIGA, 2013. In vitro indeterminate teleost myogenesis appears to be dependent on Pax3. *In Vitro Cellular & Developmental Biology-Animal* [online]. 5., roč. 49, č. 5, s. 371–385. ISSN 1071-2690. Dostupné z: doi:10.1007/s11626-013-9616-2.

FRÝDLOVÁ, P., J. HNÍZDO, P. VELENSKÝ, O. ŠIMKOVÁ, V. CIKÁNOVÁ, L. CHYLÍKOVÁ a D. FRYNTA, 2013. Easy life of males? Indirect evidence that growth is easier than egg production in mangrove-dwelling monitor lizards (*Varanus indicus*). *Acta Herpetologica*. roč. 8, č. 2, s. 105–113. ISSN 1827-9635.

FRYNTA, D., J. BAUDYŠOVÁ, P. HRADCOVÁ, K. FALTUSOVÁ a L. KRATOCHVÍL, 2012. Allometry of Sexual Size Dimorphism in Domestic Dog. *Plos One* [online], roč. 7, č. 9, s. e46125. ISSN 1932-6203. Dostupné z: doi:10.1371/journal.pone.0046125.

FRYNTA, D., P. FRÝDLOVÁ, J. HNÍZDO, O. ŠIMKOVÁ, V. CIKÁNOVÁ a P. VELENSKÝ, 2010. Ontogeny of Sexual Size Dimorphism in Monitor Lizards: Males Grow for a Longer Period, but not at a Faster Rate. *Zoological Science* [online]. 12., roč. 27, č. 12, s. 917–923. ISSN 0289-0003. Dostupné z: doi:10.2108/zsj.27.917.

FRYNTA, D., ŽÍŽKOVÁ, M., 1992. Postnatal growth of Wood mouse (*Apodemus sylvaticus*) in captivity. In: Horáček, I., Vohralík, V. (Eds.), *Prague Studies in Mammalogy*. Charles University Press, Prague, Czech Republic, pp. 57–69.

GENDREAU, Y., S. D. CÔTÉ a M. FESTA-BIANCHET, 2005. Maternal effects on post-weaning physical and social development in juvenile mountain goats (*Oreamnos americanus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* [online]. 7., roč. 58, č. 3, s. 237–246. ISSN 0340-5443. Dostupné z: doi:10.1007/s00265-005-0938-2.

GILBERT, C., A. ROPIQUET a A. HASSANIN, 2006. Mitochondrial and nuclear phylogenies of Cervidae (Mammalia, Ruminantia): Systematics, morphology, and biogeography. *Molecular Phylogenetics and Evolution* [online]. 7., roč. 40, č. 1, s. 101–117. ISSN 1055-7903. Dostupné z: doi:10.1016/j.ympev.2006.02.017.

GILL, F. B., 2007. *Ornithology*, 3rd ed.; W. H. Freeman and Company: New York; pp 130–162, 476–477, 533.

GILLOOLY, J. F., J. H. BROWN, G. B. WEST, V. M. SAVAGE a E. L. CHARNOV, 2001. Effects of size and temperature on metabolic rate. *Science* [online], roč. 293, č. 5538, s. 2248–2251. ISSN 0036-8075. Dostupné z: doi:10.1126/science.1061967.

HASUMI, M., 2010. Age, Body Size, and Sexual Dimorphism in Size and Shape in *Salamandrella keyserlingii* (Caudata: Hynobiidae). *Evolutionary Biology* [online]. 3., roč. 37, č. 1, s. 38–48. ISSN 0071-3260. Dostupné z: doi:10.1007/s11692-010-9080-9.

HECTOR, K. L. a S. NAKAGAWA, 2012. Quantitative analysis of compensatory and catch-up growth in diverse taxa. *Journal of Animal Ecology* [online]. 5., roč. 81, č. 3, s. 583–593. ISSN 0021-8790. Dostupné z: doi:10.1111/j.1365-2656.2011.01942.x.

HERTZ, P. E., R. B. HUEY a R. D. STEVENSON, 1993. Evaluating Temperature Regulation by Field-Active Ectotherms - the Fallacy of the Inappropriate Question. *American Naturalist* [online]. 11., roč. 142, č. 5, s. 796–818. ISSN 0003-0147. Dostupné z: doi:10.1086/285573.

HETTYEY, A., B. VÁGI, J. TÖRÖK a H. HOI, 2012. Allocation in reproduction is not tailored to the probable number of matings in common toad (*Bufo bufo*) males. *Behavioral Ecology and Sociobiology* [online]. 2., roč. 66, č. 2, s. 201–208. ISSN 0340-5443. Dostupné z: doi:10.1007/s00265-011-1267-2.

HRBEK, T., J. SEEKINGER a A. MEYER, 2007. A phylogenetic and biogeographic perspective on the evolution of poeciliid fishes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* [online]. 6., roč. 43, č. 3, s. 986–998. ISSN 1055-7903. Dostupné z: doi:10.1016/j.ympev.2006.06.009.

HUGHES, D. J. a R. N. HUGHES, 1986. Metabolic Implications of Modularity - Studies on the Respiration and Growth of *Electra-Pilosa*. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* [online], roč. 313, č. 1159, s. 23–29. ISSN 0962-8436. Dostupné z: doi:10.1098/rstb.1986.0023.

HUI, C. A., 1989. Surfacing Behavior and Ventilation in Free-Ranging Dolphins. *Journal of Mammalogy* [online]. 11., roč. 70, č. 4, s. 833–835. ISSN 0022-2372. Dostupné z: doi:10.2307/1381722.

CHOQUENOT, D., 1991. Density-Dependent Growth, Body Condition, and Demography in Feral Donkeys - Testing the Food Hypothesis. *Ecology* [online]. 6., roč. 72, č. 3, s. 805–813. ISSN 0012-9658. Dostupné z: doi:10.2307/1940583.

IVERSON, S. L. a B. N. TURNER, 1974. Winter Weight Dynamics in *Microtus-Pennsylvanicus*. *Ecology* [online]. roč. 55, č. 5, s. 1030–1041. ISSN 0012-9658. Dostupné z: doi:10.2307/1940353.

JACKSON, J. B. C., 1977. Competition on Marine Hard Substrata - Adaptive Significance of Solitary and Colonial Strategies. *American Naturalist* [online]. roč. 111, č. 980, s. 743–767. ISSN 0003-0147. Dostupné z: doi:10.1086/283203.

JACQUEMIN, S. J., J. C. DOLL, M. PYRON, M. ALLEN a D. A. S. OWEN, 2015. Effects of flow regime on growth rate in freshwater drum, *Aplodinotus grunniens*. *Environmental Biology of Fishes* [online]. 4., roč. 98, č. 4, s. 993–1003. ISSN 0378-1909. Dostupné z: doi:10.1007/s10641-014-0332-x.

JANSA, S. A. a M. WEKSLER, 2004. Phylogeny of muroid rodents: relationships within and among major lineages as determined by IRBP gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* [online]. 4., roč. 31, č. 1, s. 256–276. ISSN 1055-7903. Dostupné z: doi:10.1016/j.ympev.2003.07.002.

JOHN-ALDER, H. B., R. M. COX a E. N. TAYOR, 2007. Proximate developmental mediators of sexual dimorphism in size: case studies from squamate reptiles. *Integrative and Comparative Biology* [online]. 8., roč. 47, č. 2, s. 258–271. ISSN 1540-7063. Dostupné z: doi:10.1093/icb/icm010.

KAPLAN, H. S. a A. J. ROBSON, 2009. We age because we grow. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* [online]. 22.5., roč. 276, č. 1663, s. 1837–1844. ISSN 0962-8452. Dostupné z: doi:10.1098/rspb.2008.1831.

KARKACH, A. S., 2006. Trajectories and models of individual growth. *Demographic Research*. 7.11., roč. 15, s. 348–+. ISSN 1435-9871.

KAUFMANN, K. W., 1981. Fitting and Using Growth-Curves. *Oecologia* [online]. roč. 49, č. 3, s. 293–299. ISSN 0029-8549. Dostupné z: doi:10.1007/BF00347588.

KENT, G. C., 1987. Comparative anatomy of the Vertebrates, 7th ed.; Wm. C. Brown Communications, Inc.; Chapter 7, pp 180–194.

KIRKWOOD, J. K., 1991. Energy-Requirements for Maintenance and Growth of Wild Mammals, Birds and Reptiles in Captivity. *Journal of Nutrition*. 11., roč. 121, č. 11, s. S29–S34. ISSN 0022-3166.

KOLB, CH., T. M. SCHEYER, A. M. LISTER, C. AZORIT, J. DE VOS, M. A. J. SCHLINGEMANN, G. E. RÖSSNER, N. T. MONAGHAN a M. R. SÁNCHEZ-VILLAGRA, 2015. Growth in fossil and extant deer and implications for body size and life history evolution. *Bmc Evolutionary Biology* [online]. 14.2., roč. 15, s. 19. ISSN 1471-2148. Dostupné z: doi:10.1186/s12862-015-0295-3.

KOZŁOWSKI, J., 1996. Optimal allocation of resources explains interspecific life-history patterns in animals with indeterminate growth. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* [online]. 22.5., roč. 263, č. 1370, s. 559–566. ISSN 0962-8452. Dostupné z: doi:10.1098/rspb.1996.0084.

KRATOCHVÍL, L. a D. FRYNTA, 2003. Production-growth model applied in eublepharid lizards (Eublepharidae, Squamata): accordance between growth and metabolic rates. *Folia Zoologica*. roč. 52, č. 3, s. 317–322. ISSN 0139-7893.

LARDNER, B. a J. LOMAN, 2003. Growth or reproduction? Resource allocation by female frogs *Rana temporaria*. *Oecologia* [online]. 12., roč. 137, č. 4, s. 541–546. ISSN 0029-8549. Dostupné z: doi:10.1007/s00442-003-1390-5.

LINCOLN, G. A., 1998. Reproductive seasonality and maturation throughout the complete life-cycle in the mouflon ram (*Ovis musimon*). *Animal Reproduction Science* [online]. 10., roč. 53, č. 1-4, s. 87–105. ISSN 0378-4320. Dostupné z: doi:10.1016/S0378-4320(98)00129-8.

LISTER, A. M., C. J. EDWARDS, D. a W. NOCK, M. BUNCE, I. A. VAN PIJLEN, D. G. BRADLEY, M. G. THOMAS a I. BARNES, 2005. The phylogenetic position of the „giant deer” *Megaloceros giganteus*. *Nature* [online]. 8.12., roč. 438, č. 7069, s. 850–853. ISSN 0028-0836. Dostupné z: doi:10.1038/nature04134.

METCALFE, N. B. a P. MONAGHAN, 2001. Compensation for a bad start: grow now, pay later? *Trends in Ecology & Evolution* [online]. 5., roč. 16, č. 5, s. 254–260. ISSN 0169-5347. Dostupné z: doi:10.1016/S0169-5347(01)02124-3.

MOSES, M. E., CH. HOU, W. H. WOODRUFF, G. B. WEST, J. C. NEKOLA, W. ZUO a J. H. BROWN, 2008. Revisiting a model of ontogenetic growth: Estimating model parameters from theory and data. *American Naturalist* [online]. 5., roč. 171, č. 5, s. 632–645. ISSN 0003-0147. Dostupné z: doi:10.1086/587073.

MYHRVOLD, N. P., 2013. Revisiting the Estimation of Dinosaur Growth Rates. *Plos One* [online]. 16.12., roč. 8, č. 12, s. e81917. ISSN 1932-6203. Dostupné z: doi:10.1371/journal.pone.0081917.

NALDO, J. L., T. A. BAILEY a J. H. SAMOUR, 2000. Radiographic analysis of the growth rate of long bones in bustards. *Research in Veterinary Science* [online]. 12., roč. 69, č. 3, s. 233–240. ISSN 0034-5288. Dostupné z: doi:10.1053/rvsc.2000.0416.

OKUDA, N., I. TAYASU a Y. YANAGISAWA, 1998. Determinate growth in a paternal mouthbrooding fish whose reproductive success is limited by buccal capacity. *Evolutionary Ecology* [online]. 8., roč. 12, č. 6, s. 681–699. ISSN 0269-7653. Dostupné z: doi:10.1023/A:1006533531952.

PAINE, R. T., 1976. Size-Limited Predation - Observational and Experimental Approach with *Mytilus-Pisaster* Interaction. *Ecology* [online]. roč. 57, č. 5, s. 858–873. ISSN 0012-9658. Dostupné z: doi:10.2307/1941053.

PANFILI, J., DE PONTUAL, H., TROADEC, H., WRIGHT, P. J., 2002. *Manual of Fish Sclerochronology*; IRD Éditions; pp 25–45, 79–85.

PARADIS, E., X. M. WANG, G. GUÉDON a H. CROSET, 1998. Body mass dynamics in the Mediterranean pine vole *Microtus duodecimcostatus*. *Journal of Zoology* [online]. 7., roč. 245, s. 299–305. ISSN 0952-8369. Dostupné z: doi:10.1111/j.1469-7998.1998.tb00105.x.

PERRIN, N. a R. M. SIBLY, 1993. Dynamic-Models of Energy Allocation and Investment. *Annual Review of Ecology and Systematics*. roč. 24, s. 379–410. ISSN 0066-4162.

PIANKA, E. R., 1995. Evolution of Body-Size - Varanid Lizards as a Model System. *American Naturalist* [online]. 9., roč. 146, č. 3, s. 398–414. ISSN 0003-0147. Dostupné z: doi:10.1086/285806.

POSADA O, S., L. GOMEZ O a R. ROSERO N, 2014. Application of the logistic model to describe the growth curve in dogs of different breeds. *Revista Mvz Cordoba*. 4., roč. 19, č. 1, s. 4015–4022. ISSN 0122-0268.

PYRON, R. A., F. T. BURBRINK a J. J. WIENS, 2013. A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *Bmc Evolutionary Biology* [online]; roč. 13, s. 93. ISSN 1471-2148. Dostupné z: doi:10.1186/1471-2148-13-93.

* RENSCH, B., 1959. Evolution above the species level. New York: Columbia University Press ex ABOUHEIF, E. a D. J. FAIRBAIRN, 1997. A comparative analysis of allometry for sexual size dimorphism: Assessing Rensch's rule. *American Naturalist* [online]. 3., roč. 149, č. 3, s. 540–562. ISSN 0003-0147. Dostupné z: doi:10.1086/286004.

RICKLEFS, R. E., 1982. Some Considerations on Sibling Competition and Avian Growth-Rates. *Auk*. roč. 99, č. 1, s. 141–147. ISSN 0004-8038.

RICKLEFS, R. E., R. E. SHEA a I. H. CHOI, 1994. Inverse Relationship Between Functional Maturity and Exponential-Growth Rate of Avian Skeletal-Muscle - a Constraint on Evolutionary Response. *Evolution* [online]. 8., roč. 48, č. 4, s. 1080–1088. ISSN 0014-3820. Dostupné z: doi:10.2307/2410368.

RICHTER, H., 1989. Habitat-Specific Growth and Fitness in Carrion Crows (*Corvus Corone Corone*). *Journal of Animal Ecology* [online]. 6., roč. 58, č. 2, s. 427–440. ISSN 0021-8790. Dostupné z: doi:10.2307/4840.

RIJCKEN, E., L. SACHS, T. FUCHS, H.-U. SPIEGEL a P.-A. NEUMANN, 2014. Growth factors and gastrointestinal anastomotic healing. *Journal of Surgical Research* [online]. 3., roč. 187, č. 1, s. 202–210. ISSN 0022-4804. Dostupné z: doi:10.1016/j.jss.2013.10.013.

ROWLERSON, A., G. RADAELLI, F. MASCARELLO a A. VEGGETTI, 1997. Regeneration of skeletal muscle in two teleost fish: *Sparus aurata* and *Brachydanio rerio*. *Cell and Tissue Research* [online]. 8., roč. 289, č. 2, s. 311–322. ISSN 0302-766X. Dostupné z: doi:10.1007/s004410050878.

RUVINSKY, I. a L. R. MAXSON, 1996. Phylogenetic relationships among bufonoid frogs (Anura: Neobatrachia) inferred from mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* [online]. 6., roč. 5, č. 3, s. 533–547. ISSN 1055-7903. Dostupné z: doi:10.1006/mpev.1996.0048.

SEBENS, K. P., 1979. Energetics of Asexual Reproduction and Colony Formation in Benthic Marine-Invertebrates. *American Zoologist*. roč. 19, č. 3, s. 683–697. ISSN 0003-1569.

SEBENS, K. P., 1982. The Limits to Indeterminate Growth - an Optimal Size Model Applied to Passive Suspension Feeders. *Ecology* [online]. roč. 63, č. 1, s. 209–222. ISSN 0012-9658. Dostupné z: doi:10.2307/1937045.

SEBENS, K. P., 1987. The Ecology of Indeterminate Growth in Animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* [online]. roč. 18, s. 371–407. ISSN 0066-4162. Dostupné z: doi:10.1146/annurev.ecolsys.18.1.371.

SEELEY, R. R., STEPHENS, T. D., TATE, P., 2007. Essentials of Anatomy & Physiology, 6th ed.; The McGraw-Hill Companies, Ins.: New York; pp 269, 277–294.

SCHWARTZ, J. H., 2007. An Introduction to Skeletal Anatomy and the Development, Physiology, and Biochemistry of Bone. Skeleton keys, 2nd ed.; Oxford University Press: New York; Chapter 1, pp 8–19.

SMITH, T., J. D. DOMINGUE, J. C. PASCHAL, D. E. FRANKE, T. D. BIDNER a G. WHIPPLE, 2007. Genetic parameters for growth and carcass traits of Brahman steers. *Journal of Animal Science* [online]. 6., roč. 85, č. 6, s. 1377–1384. ISSN 0021-8812. Dostupné z: doi:10.2527/jas.2006-653.

SNELSON, F. F., 1982. Indeterminate Growth in Males of the Sailfin Molly, *Poecilia-Latipinna*. *Copeia*. č. 2, s. 296–304. ISSN 0045-8511.

SPEAKMAN, J. R., 2005. Body size, energy metabolism and lifespan. *Journal of Experimental Biology* [online]. 5., roč. 208, č. 9, s. 1717–1730. ISSN 0022-0949. Dostupné z: doi:10.1242/jeb.01556.

STAMPS, J. A., 1993. Sexual Size Dimorphism in Species with Asymptotic Growth After Maturity. *Biological Journal of the Linnean Society* [online]. 10., roč. 50, č. 2, s. 123–145. ISSN 0024-4066. Dostupné z: doi:10.1111/j.1095-8312.1993.tb00921.x.

STEARNS, S. C., 1977. Evolution of Life-History Traits - Critique of Theory and a Review of Data. *Annual Review of Ecology and Systematics* [online]. roč. 8, s. 145–171. ISSN 0066-4162. Dostupné z: doi:10.1146/annurev.es.08.110177.001045.

STEEN, J. B., H. STEEN a N. C. STENSETH, 1991. Population-Dynamics of Poikilotherm and Homeotherm Vertebrates - Effects. *Oikos* [online]. 3., roč. 60, č. 2, s. 269–272. ISSN 0030-1299. Dostupné z: doi:10.2307/3544877.

STEPPAN, S. J., R. M. ADKINS a J. ANDERSON, 2004. Phylogeny and divergence-date estimates of rapid radiations in muroid rodents based on multiple nuclear genes. *Systematic Biology* [online]. 8., roč. 53, č. 4, s. 533–553. ISSN 1063-5157. Dostupné z: doi:10.1080/10635150490468701.

STEVENSON, K. T., I. G. VAN TETS a D. Y. CHON, 2009. Making No Bones About It: Bone Mineral Density Changes Seasonally in a Nonhibernating Alaskan Rodent. *Journal of Mammalogy* [online]. 18.2., roč. 90, č. 1, s. 25–31. ISSN 0022-2372. Dostupné z: doi:10.1644/08-MAMM-A-012.1.

THOMPSON, G. G. a P. C. WITHERS, 1997. Comparative morphology of western Australian varanid lizards (Squamata: Varanidae). *Journal of Morphology* [online]. 8., roč. 233, č. 2, s. 127–152. ISSN 0362-2525. Dostupné z: doi:10.1002/(SICI)1097-4687(199708)233:2<127::AID-JMOR4>3.0.CO;2-3.

URIST, M. R., 1989. A 37-Year Follow-up Evaluation of Multiple-Stage Femur and Tibia Lengthening in Dyschondroplasia (enchondromatosis) with a Net Gain of 23.3 Centimeters. *Clinical Orthopaedics and Related Research*. 5., č. 242, s. 137–157. ISSN 0009-921X.

VITT, L. J., CALDWELL, J. P., 2014. Herpetology: An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles, 4th ed.; Academic Press; pp 37–153.

VON BERTALANFFY, L., 1957. Quantitative Laws in Metabolism and Growth. *Quarterly Review of Biology*. roč. 32, č. 3, s. 217–231. ISSN 0033-5770.

WERSCHKUL, D. F., 1979. Nestling Mortality and the Adaptive Significance of Early Locomotion in the Little Blue Heron. *Auk*. roč. 96, č. 1, s. 116–130. ISSN 0004-8038.

WERSCHKUL, D. F. a J. A. JACKSON, 1979. Sibling Competition and Avian Growth-Rates. *Ibis* [online]. roč. 121, č. 1, s. 97–102. ISSN 0019-1019. Dostupné z: doi:10.1111/j.1474-919X.1979.tb05022.x.

WEST, G. B., J. H. BROWN a B. J. ENQUIST, 2001. A general model for ontogenetic growth. *Nature* [online]. 11.10., roč. 413, č. 6856, s. 628–631. ISSN 0028-0836. Dostupné z: doi:10.1038/35098076.

WILEY, E. O., G. D. JOHNSON a W. W. DIMMICK, 2000. The interrelationships of Acanthomorph fishes: A total evidence approach using molecular and morphological data. *Biochemical Systematics and Ecology* [online]. 4., roč. 28, č. 4, s. 319–350. ISSN 0305-1978. Dostupné z: doi:10.1016/S0305-1978(99)00069-1.

WINSOR, CH. P., 1932. The Gompertz Curve as a Growth Curve. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 15.1., roč. 18, č. 1, s. 1–8. ISSN 0027-8424.

WOODWARD, H. N., J. R. HORNER a J. O. FARLOW, 2011. Osteohistological Evidence for Determinate Growth in the American Alligator. *Journal of Herpetology*. 9., roč. 45, č. 3, s. 339–342. ISSN 0022-1511.

ZAMORA-CAMACHO, F. J., S. REGUERA a G. MORENO-RUEDA, 2014. Bergmann's Rule rules body size in an ectotherm: heat conservation in a lizard along a 2200-metre elevational gradient. *Journal of Evolutionary Biology* [online]. 12., roč. 27, č. 12, s. 2820–2828. ISSN 1010-061X. Dostupné z: doi:10.1111/jeb.12546.

ZULLINGER, E. M., R. E. RICKLEFS, K. H. REDFORD a G. M. MACE, 1984. Fitting Sigmoidal Equations to Mammalian Growth-Curves. *Journal of Mammalogy* [online]. roč. 65, č. 4, s. 607–636. ISSN 0022-2372. Dostupné z: doi:10.2307/1380844.

14 Přílohy

Příloha 1:

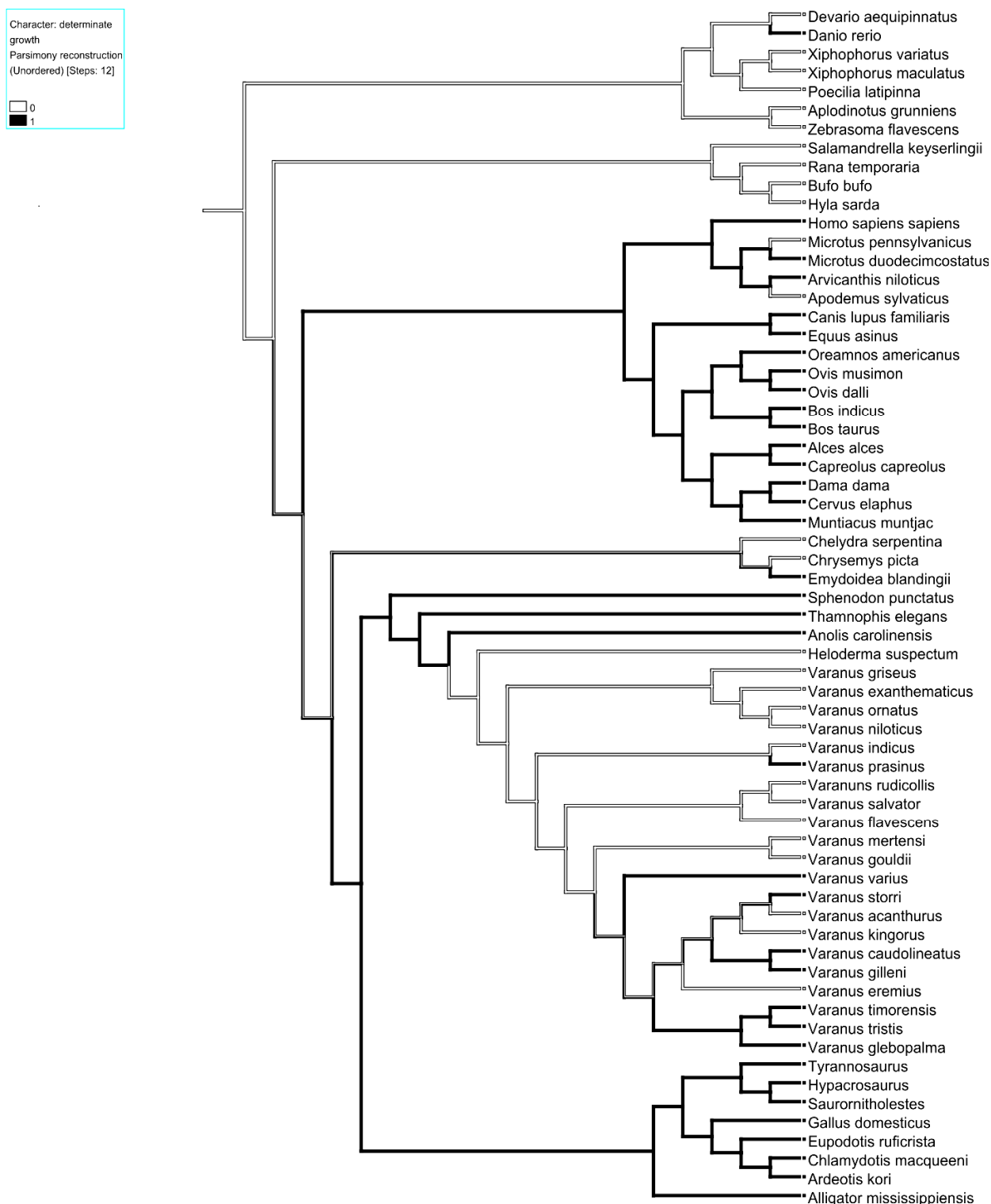
Tab. 2 – Tabulka shrnující živočichy a jejich způsoby růstu

Latinský název	Český název	Zařazení	Typ růstu	Zdroj
<i>Danio rerio</i>	Dáňo pruhované	<i>Osteichthyes - Actinopterygii - Cyprinidae</i>	ukončený	(Biga a Goetz 2006)
<i>Devario aequipinnatus</i>	Dáňo malabarské	<i>Osteichthyes - Actinopterygii - Cyprinidae</i>	neukončený	(Biga a Goetz 2006)
<i>Poecilia latipinna</i>	Živorodka širokoploutvá	<i>Osteichthyes - Actinopterygii - Poeciliidae</i>	neukončený	(Snelson 1982)
<i>Xiphophorus maculatus</i>	Plata skvrnitá	<i>Osteichthyes - Actinopterygii - Poeciliidae</i>	neukončený	(Snelson 1982)
<i>Xiphophorus variatus</i>	Plata pestrá	<i>Osteichthyes - Actinopterygii - Poeciliidae</i>	neukončený	(Snelson 1982)
<i>Aplodinotus grunniens</i>	Smuha chrochtavá	<i>Osteichthyes - Actinopterygii - Sciaenidae</i>	neukončený	(Jacquemin et al. 2015)
<i>Zebrasoma flavescens</i>	Bodlok žlutý	<i>Osteichthyes - Actinopterygii - Acanthuridae</i>	neukončený	(Bushnell et al. 2010)
<i>Salamandrella keyserlingii</i>	Pamlík sibiřský	<i>Amphibia - Urodela - Cryptobranchioidea</i>	neukončený	(Hasumi 2010)
<i>Bufo bufo</i>	Ropucha obecná	<i>Amphibia - Anura - Bufonidae</i>	neukončený	(Hettiey et al. 2012)
<i>Hyla sarda</i>	Rosnička sardinská	<i>Amphibia - Anura - Hylidae</i>	neukončený	(Castellano a Cadeddu 2011)
<i>Rana temporaria</i>	Skokan hnědý	<i>Amphibia - Anura - Ranidae</i>	neukončený	(Lardner a Loman 2003)
<i>Sphenodon punctatus</i>	Hatérie novozélandská	<i>Reptilia - Sphenodontida</i>	ukončený	(Castanet et al. 1988)
<i>Thamnophis elegans</i>	Severoamerická užovka	<i>Reptilia - Serpentes - Colubridae</i>	ukončený	(Bronikowski a Arnold 1999)
<i>Anolis carolinensis</i>	Anolis rudokrký	<i>Reptilia - Squamata - Iguania</i>	ukončený	(Woodward et al. 2011)
<i>Varanus niloticus</i>	Varan nilský	<i>Reptilia - Squamata - Varanidae</i>	ukončený i neukončený	(de Buffrénil a Hemery 2002)
<i>Varanus acanthurus</i>	Varan ostnoocasý	<i>Reptilia - Squamata - Iguania</i>	neukončený	(de Buffrénil et al. 2005)
<i>Varanus caudolineatus</i>	Varan pruhocasý	<i>Reptilia - Squamata - Iguania</i>	ukončený	(de Buffrénil et al. 2005)
<i>Varanus eremius</i>	Varan ještěrkovitý	<i>Reptilia - Squamata - Iguania</i>	neukončený	(de Buffrénil et al. 2005)
<i>Varanus kingorum</i>		<i>Reptilia - Squamata - Iguania</i>	neukončený	(de Buffrénil et al. 2005)
<i>Varanus storri</i>	Varan trpasličí	<i>Reptilia - Squamata - Iguania</i>	ukončený	(de Buffrénil et al. 2005)
<i>Varanus tristis</i>		<i>Reptilia - Squamata - Iguania</i>	ukončený	(de Buffrénil et al. 2005)
<i>Varanus gilleni</i>	Varan Gillenův	<i>Reptilia - Squamata - Varanidae</i>	ukončený	(de Buffrénil et al. 2005)
<i>Varanus timorensis</i>	Varan timorský	<i>Reptilia - Squamata - Varanidae</i>	ukončený	(de Buffrénil et al. 2005)

<i>Varanus glebopalma</i>		<i>Reptilia - Squamata - Varanidae</i>	ukončený	(de Buffrénil et al. 2005)
<i>Varanus prasinus</i>	Varan smaragdový	<i>Reptilia - Squamata - Varanidae</i>	ukončený	(de Buffrénil et al. 2005)
<i>Varanus exanthematicus</i>	Varan stepní	<i>Reptilia - Squamata - Varanidae</i>	neukončený	(de Buffrénil et al. 2005)
<i>Varanus gouldii</i>	Varan Gouldův	<i>Reptilia - Squamata - Varanidae</i>	neukončený	(de Buffrénil et al. 2005)
<i>Varanus griseus</i>	Varan pustinný	<i>Reptilia - Squamata - Varanidae</i>	neukončený	(de Buffrénil et al. 2005)
<i>Varanus flavescens</i>	Varan žlutavý	<i>Reptilia - Squamata - Varanidae</i>	neukončený	(de Buffrénil et al. 2005)
<i>Varanus mertensi</i>	Varan Mertensův	<i>Reptilia - Squamata - Varanidae</i>	neukončený	(de Buffrénil et al. 2005)
<i>Varanus ornatus</i>	Varan ozdobný	<i>Reptilia - Squamata - Varanidae</i>	neukončený	(de Buffrénil et al. 2005)
<i>Varanuns rudicollis</i>	Varan drsnokrký	<i>Reptilia - Squamata - Varanidae</i>	neukončený	(de Buffrénil et al. 2005)
<i>Varanus salvator</i>	Varan skvrnitý	<i>Reptilia - Squamata - Varanidae</i>	neukončený	(de Buffrénil et al. 2005)
<i>Varanus varius</i>	Varan pestrý	<i>Reptilia - Squamata - Varanidae</i>	ukončený	(de Buffrénil et al. 2005)
<i>Heloderma suspectum</i>	Korovec jedovatý	<i>Reptilia - Squamata - Helodermatidae</i>	neukončený	(de Buffrénil et al. 2005)
<i>Varanus indicus</i>	Varan mangrovový	<i>Reptilia - Squamata - Varanidae</i>	neukončený	(Frynta et al. 2010)
<i>Emydoidea blandingii</i>	Želva ontarijská	<i>Reptilia - Testudines - Emydidae</i>	ukončený	(Congdon et al. 2001)
<i>Chrysemys picta</i>	Želva ozdobná	<i>Reptilia - Testudines - Emydidae</i>	neukončený	(Congdon et al. 2003)
<i>Chelydra serpentina</i>	Kajmanka dravá	<i>Reptilia - Chelonia - Chelydridae</i>	neukončený	(Congdon et al. 1994)
<i>Alligator mississippiensis</i>	Aligátor severoamerický	<i>Reptilia - Crocodilia - Alligatoridae</i>	ukončený	(Woodward et al. 2011)
<i>Tyrannosaurus</i>		<i>Reptilia – Dinosauria</i>	ukončený	(Myhrvold 2013)
<i>Sauromitholestes</i>		<i>Sauropsida – Dinosauria</i>	ukončený	(Myhrvold 2013)
<i>Hypacrosaurus</i>		<i>Sauropsida – Dinosauria</i>	ukončený	(Myhrvold 2013)
<i>Chlamydotis macqueeni</i>	Drop hřivnatý	<i>Aves – Neognathae - Gruiformes</i>	ukončený	(Naldo et al. 2000)
<i>Eupodotis ruficrista</i>	Drop chocholatý	<i>Aves – Neognathae - Otidae</i>	ukončený	(Naldo et al. 2000)
<i>Ardeotis kori</i>	Drop kori	<i>Aves – Neognathae - Gruiformes</i>	ukončený	(Naldo et al. 2000)
<i>Gallus domesticus</i>	Kur domácí	<i>Aves – Neognathae - Galliformes</i>	ukončený	(Naldo et al. 2000)
<i>Microtus pennsylvanicus</i>	Hraboš pensylvánský	<i>Mammalia - Rodentia - Cricetidae</i>	neukončený	(Zullinger et al. 1984)
<i>Microtus duodecimcostatus</i>	Hrabošek středomořský	<i>Mammalia - Rodentia - Cricetidae</i>	ukončený	(Paradis et al. 1998)
<i>Apodemus sylvaticus</i>	Myšice křovinná	<i>Mammalia - Rodentia - Muridae</i>	neukončený	(Frynta a Žižková 1992)
<i>Arvicanthis niloticus</i>	Myš nilská	<i>Mammalia - Rodentia – Muridae</i>	ukončený	(Delany a Monro 1985)

<i>Canis lupus familiaris</i>	Pes domácí	<i>Mammalia - Carnivora - Canidae</i>	ukončený	(Posada O et al. 2014)
<i>Equus asinus</i>	Osel africký	<i>Mammalia - Perissodactyla - Equidae</i>	ukončený	(Choquenot 1991)
<i>Alces Alces</i>	Los evropský	<i>Mammalia - Artiodactyla - Cervidae</i>	ukončený	(Kolb et al. 2015)
<i>Capreolus capreolus</i>	Srnec obecný	<i>Mammalia - Artiodactyla - Cervidae</i>	ukončený	(Kolb et al. 2015)
<i>Dama dama</i>	Daněk evropský	<i>Mammalia - Artiodactyla - Cervidae</i>	ukončený	(Kolb et al. 2015)
<i>Cervus elaphus</i>	Jelen lesní	<i>Mammalia - Artiodactyla - Cervidae</i>	ukončený	(Kolb et al. 2015)
<i>Muntiacus muntjac</i>	Muntžak indický	<i>Mammalia - Artiodactyla - Cervidae</i>	ukončený	(Kolb et al. 2015)
<i>Bos indicus</i>	Zebu	<i>Mammalia - Artiodactyla - Bovidae</i>	ukončený	(Smith et al. 2007)
<i>Bos taurus</i>	Tur domácí	<i>Mammalia - Artiodactyla - Bovidae</i>	ukončený	(Smith et al. 2007)
<i>Ovis dalli</i>	Ovce aljašská	<i>Mammalia - Artiodactyla - Bovidae</i>	ukončený	(Bunnell 1980)
<i>Ovis musimon</i>	Muflon	<i>Mammalia - Artiodactyla - Bovidae</i>	ukončený	(Lincoln 1998)
<i>Oreamnos americanus</i>	Kamzík bělák	<i>Mammalia - Artiodactyla - Bovidae</i>	ukončený	(Gendreau et al. 2005)
<i>Homo sapiens sapiens</i>	Člověk moudrý	<i>Mammalia - Primates - Hominidae</i>	ukončený	(Seeley et al. 2007)

Příloha 2



Obr. 7 – Výsledný fylogenetický strom zobrazující analýzu ancestrálního stavu zkoumaného znaku, tedy ukončeného růstu (1) – černou barvou a neukončeného růstu (0) – bílou barvou